

BAI 1
DRET-BIB-030415

THESE
PRESENTEE
POUR L'OBTENTION DU
TITRE DE DOCTEUR de L'UNIVERSITE PARIS VII

PAR
BAILON Salvador

TITRE :

AMPHIBIENS ET REPTILES DU PLIOCENE ET DU QUATERNAIRE DE FRANCE ET
D'ESPAGNE: MISE EN PLACE ET EVOLUTION DES FAUNES.

UFR: Biologie et Sciences de la Nature
Spécialité: Structures et fonctions dans l'évolution des
vertébrés.

SOUTENUE LE: 26 JUIN 1991

DEVANT LE JURY COMPOSE DE:

Monsieur A. de RICQLES

Président

Monsieur F. BORJA SANCHIZ

Monsieur J.C. RAGE

Madame S. RENOUS

Examineurs

Monsieur S. SEN

Monsieur J.D. VIGNE

REMERCIEMENTS

Au terme de cette thèse concernant l'étude des Amphibiens et Reptiles plio-quaternaires d'Espagne et de France, c'est pour moi un très agréable devoir d'adresser mes remerciements les plus profonds à tous ceux, Professeurs, Collègues, Amis et Famille, qui m'ont apporté leur aide efficace.

Je tiens à exprimer mes remerciements à Monsieur Armand de Ricqlès, Professeur à l'Université de Paris VII, à Monsieur Jean Claude Rage et à Madame Sabine Renous, Directeurs de Recherches au CNRS, à Monsieur Jean Denis Vigne et à Monsieur Sevket Sen Chargés de recherches au CNRS et à Monsieur Francisco Borja Sanchiz Investigador Cientifico del CSIC d'Espagne, qui ont accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Ma reconnaissance va tout spécialement à J.C. Rage, qui est à l'origine de ce sujet de thèse, et qui a su, par de nombreuses et amicales discussions, me faire profiter de son expérience et de son bon savoir sur un sujet qui n'a plus beaucoup de secrets pour lui.

Madame S. Renous et Monsieur B. Sanchiz, ont accepté de prendre la responsabilité de relire le manuscrit et d'établir le rapport indispensable pour la soutenance de cette thèse. Je les remercie vivement.

Je remercie Monsieur Jacques Repérant, Directeur du Laboratoire d'Anatomie Comparée, qui m'a bien accueilli et m'a permis d'y mener l'essentiel du travail en bénéficiant d'irremplaçables collections d'ostéologie.

Ma gratitude va aussi à Monsieur le Professeur Henry de Lumley, Directeur de l'Institut de Paléontologie Humaine pour m'avoir confié une partie du matériel étudié, ainsi qu'à Monsieur Alain Dubois, Directeur du Laboratoire de Reptiles et Amphibiens, pour leur accueil toujours

chaleureux, tous deux m'ont permis l'accès aux collections, fichiers et documentations des établissements qu'ils dirigent.

Le matériel étudié m'a été confié dans une grande partie par Messieurs J. Michaux, A. Clot, P. Mein, J. Magné, M. Botella, J. Petrequin, F. Juillard, J.C. Marquet, M. Sabatier, J.D. Vigne et F. Poplin. Je les remercie de m'avoir permis de l'étudier.

Pour ce qui concerne le matériel actuel de comparaison, le grand nombre des espèces consultées a été augmenté grâce à l'apport personnel de Messieurs M. Cheylan, J.M. Pleguezuelos, A. Mateo, J. Castanet et A. Teynie. Qu'ils en soient très respectueusement remerciés.

Je n'aurai garde d'oublier les précieuses informations et conseils, ni les chaleureux encouragements qu'on su me prodiguer de nombreux chercheurs. Il s'agit en particulier de Messieurs J.P. Gasc, J. Lescure, J. Castanet, A. Dubois, I. Ineich, qui ont su montrer une disponibilité peu commune à mon égard.

Ma gratitude va également à tous les chercheurs et personnels techniques des Laboratoires d'Anatomie Comparée et de Reptiles et Amphibiens, tout comme à ceux du Département de Paléontologie de l'Université de Grenade, qui se sont toujours montré bienveillants à mon égard.

Je ne pourrais pas enfin oublier les collègues et les amis, car pour un chercheur à ses débuts, l'aide, la compréhension et l'amitié, sont de précieux catalyseurs. Mais sans l'affection et le soutien permanent de Martine et Juliette, je n'aurais jamais pu mener à terme ce travail.

INTRODUCTION

Les amphibiens et les reptiles constituent, assez souvent, une part importante des petits ossements trouvés dans les gisements du Pliocène et du Pléistocène. Malgré cette richesse, ces groupes de vertébrés ont été l'objet d'études ponctuelles qui sont restées, le plus souvent, éparses dans la littérature. Leur petite taille, tout comme le plus grand intérêt des paléontologues pour les formes anciennes où pour d'autres groupes de vertébrés (les mammifères principalement), ont fait que leur présence dans les gisements plio-pléistocènes est, ou bien passée inaperçue, ou est considérée comme anecdotique.

Amphibiens et reptiles, sont des animaux non homéothermes, c'est-à-dire, des animaux dont la régulation de la température corporelle est directement liée aux conditions climatiques externes. Leur mobilité est limitée et, généralement, ils ne constituent pas les proies préférées des rapaces, c'est-à-dire, qu'ils ne sont pas transportés loin de leur lieu de vie. Ceci confère à ces animaux un intérêt certain comme indicateurs paléoécologiques et paléoclimatiques.

D'autre part, la distribution dans le temps (connaissance de leur date d'apparition et disparition) et dans l'espace des différentes espèces d'amphibiens et reptiles, peuvent donner à ces animaux une valeur stratigraphique non négligeable quand il s'agit d'établir la stratigraphie globale d'une région déterminée.

Bien entendu, l'étude paléontologique de ces animaux a un intérêt zoologique intrinsèque qui nous permet de connaître: -l'origine proche de l'herpétofaune actuelle (celle-ci étant composée par l'addition d'espèces autochtones et d'espèces immigrantes); -la distribution dans le temps et dans l'espace d'une espèce peut nous permettre de connaître son histoire paléobiogéographique (pendant le Pliocène et, surtout, pendant le

Pléistocène, les recherches paléobiogéographiques doivent s'appliquer à des phylogénies établies au niveau des espèces; à partir du Néogène, les taxons de niveau supérieur à l'espèce étant déjà presque tous différenciés); -les Mécanismes évolutifs qui ont conduit à la constitution de la faune et les relations phylétiques existant entre les différentes espèces.

Suivant une assertion assez répandue, les amphibiens et les reptiles ont un rythme évolutif bradythétique, c'est-à-dire qu'ils n'évoluent que très lentement. S'il est certain que les crocodiles et les tortues font figure de reliques, les lissamphibiens et les squamates (les seuls groupes d'amphibiens et reptiles abordés dans ce travail) sont des groupes encore en pleine diversification. Cependant, chez les amphibiens et les reptiles, il n'existe pas d'éléments squelettiques pouvant servir de référence et se modifiant aussi rapidement que les dents des mammifères. Les variations spécifiques concernent un ensemble d'éléments osseux, lequel n'est pas toujours présent dans sa totalité dans un gisement. Une étude approfondie de la morphologie de tous les éléments squelettiques des espèces actuelles et fossiles s'avère donc indispensable.

L'emploi d'une nouvelle méthodologie en archéologie, dans laquelle on tente d'établir les interrelations existant entre une culture et son milieu, et où l'homme est considéré comme partie intégrante d'un écosystème, les interactions entre lui et les différents composants de l'écosystème étant constantes, permet d'intégrer à des études plus larges les données issues de l'étude de ces petits animaux.

L'absence de publications monographiques consacrées aux amphibiens et reptiles entraîne, ici, l'obligation de justifier les attributions taxonomiques des fossiles étudiés. La plus grande partie de mon travail sera donc consacrée à cet aspect.

Sont indiquées ici les limites approximatives, en âges absolus, des termes stratigraphiques utilisés dans ce travail. Quaternaire= Holocène: de

l'actuel à -10 000 ans, Pléistocène supérieur: -10 000 ans à -130 000 ans, Pléistocène moyen: -130 000 ans à -700 000 ans, Pléistocène inférieur: -700 000 ans à -1,64 millions d'années. Pliocène supérieur: -1,64 Ma à -2,7 Ma, Pliocène moyen: -2,7 Ma à -3,7 Ma, Pliocène inférieur: -3,7 Ma à -5 Ma.

MATERIEL ET METHODES

Le matériel fossile étudié provient du Centre d'Archéologie Préhistorique de Valence (CAPV), du Centre d'Anthropologie des Sciences Rurales de Toulouse (CASR), de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc à Montpellier (USTL), de l'Université Claude Bernard à Lyon, de l'URA 1415: Animal, os et Archéologie (AOA), de l'Institut de Paléontologie Humaine à Paris (IPH), du Laboratoire de Paléontologie de l'Université Paris VI (UPVI), du Département de Paléontologie de l'Université de Grenade (DPUG), du Patronat "Cueva del Agua" de la Diputación Provincial de Grenade (PCA) et des collections de Mrs. A. Clot, F. Juillard, J.C. Marquet et M. Sabatier.

L'interprétation et la reconnaissance des fossiles dans les gisements envisagés se heurtent à une difficulté majeure, à savoir l'absence de connexions entre les pièces mises à jour, et ce d'autant plus que pour certains groupes, un même genre est représenté par plusieurs espèces, rendant les attributions d'os isolés parfois très délicates. Une connaissance approfondie de la morphologie squelettique, tout comme la consultation d'un matériel ostéologique de référence restent indispensables. Le matériel actuel de comparaison utilisé dans ce travail provient du Laboratoire d'Anatomie Comparée et du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, tous deux du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, du Laboratoire de Paléontologie de l'Université Paris VI, de l'Institut de

Paléontologie Humaine, du Muséum National des Sciences Naturelles de Madrid et du Département de Zoologie de L'Université des Sciences de Grenade.

La nomenclature anatomique (Fig. 1,2,3,4,5,6) suit dans ses plus grands traits, celle de Francis (1934) pour les amphibiens urodèles, Bolkay (1919), Vergnaud-Grazzini (1966), Rage (1974) et Rocek (1980) pour ce qui concerne les amphibiens anoures, Jollie (1960) et Hoffstetter et Gasc (1969), pour, respectivement, le crâne et les vertèbres des reptiles actuels, Fejervary-Lang (1932) pour les lézards, Hoffstetter (1939), Rage (1984) et Szyndlar (1984) pour les serpents.

La systématique est basée sur celle établie par Estes (1981) Dubois (1985) et Frost (1985) pour les urodèles, Dubois (1985) et Frost (1985) pour les anoures, Estes (1983) pour les Amphisbaeniens et les Lacertiliens, Rage (1984) et McDowell (1987) en ce qui concerne les serpents.

LISTE DES TAXONS RECONNUS DANS CE TRAVAIL

(+= taxon fossile)

Classe Amphibia Linné, 1758

Ordre Caudata Scopoli, 1777

Sous-Ordre Proteoidea Müller, 1831

Famille Proteidae Gray, 1825

+ Mioproteus wezei Estes, 1984

Sous-Ordre Salamandroidea Müller, 1831

Famille Salamandridae Goldfuss, 1820

Salamandra salamandra (Linné, 1758)+ Chelotriton pliocenicus Bailon, 1989Triturus cristatus (Laurenti, 1768)Triturus marmoratus (Latreille, 1800)Triturus cf. T. marmoratus

Ordre Anura Rafinesque, 1815

Famille Discoglossidae Günther, 1858

+ Latonia Meyer, 1843 (Latonia sp.)DiscoGLOSSUS Otth, 1837 (DiscoGLOSSUS sp.)Alytes obstetricans (Laurenti, 1768)

Famille Pelobatidae Bonaparte, 1850

Sous-Famille Pelobatinae Bonaparte, 1850

Pelobates fuscus (Laurenti, 1768)Pelobates cf. P. fuscusPelobates cultripes (Cuvier, 1829)Pelobates cf. P. cultripes

Famille Pelodytidae Bonaparte, 1850

Pelodytes cf. P. punctatus

Famille Bufonidae Gray, 1825

Bufo bufo (Linné, 1758)

Bufo cf. B. bufo

Bufo calamita (Laurenti, 1768)

Bufo cf. B. calamita

Bufo viridis (Laurenti, 1768)

cf. Bufo

Famille Hylidae Rafinesque, 1815

Hyla Laurenti, 1768 (Hyla sp.)

Famille Ranidae Rafinesque-Schmaltz, 1814

Sous-Famille Raninae Rafinesque-schmaltz, 1814

Rana temporaria Linné, 1758

Rana cf. R. dalmatina

Rana sk. R. esculenta

Rana sp.

Classe Reptilia

Super-Ordre Squamata Oppel, 1811

Ordre Amphisbaenia Gray, 1865

Famille Amphisbaenidae Gray, 1865

Blanus cinereus (Wagler, 1830)

Blanus cf. B. cinereus

Blanus sp.

cf. Blanus

Ordre Sauria McCartney 1802

Sous-Ordre Lacertilia Owen, 1842

Infra-Ordre Iguania Cuvier, 1807

Famille Agamidae Gray, 1827

Agama (Agama s.l.)

Infra-Ordre Gekkota Cuvier, 1807

Famille Gekkonidae Gray, 1825

Gekkonidé indét. type A

Gekkonidé indét. type B

Gekkonidé indét.

Tarentola mauritanica (Linne, 1759)

Hemidactylus turcicus (Cuvier, 1817)

Infra-Ordre Scincomorpha Camp, 1923

Super-Famille Scincoidea Gray, 1825

Famille Scincidae Gray, 1825

Sous-Famille Scincinae Gray, 1825

Chalcides chalcides (Linne, 1758)

(Chalcides cf. Ch. chalcides)

Sous-Famille Lygosominae Mittelman, 1952

Mabuya (Fitzinger, 1826) (cf. Mabuya)

Super-Famille Lacertoidea Fitzinger, 1826

Famille Lacertidae Fitzinger, 1826

Lacerta lepida (Daudin, 1802)

Lacerta aff. L. lepida

Lacerta viridis Laurenti, 1768

(Lacerta cf. L. viridis)

Podarcis Wagler, 1830 (cf. Podarcis)

Lacertidés indét.

Infra-Ordre Anguimorpha Fürbringer, 1900

Super-Famille Anguioidea Gray, 1825

Famille Anguidae Gray, 1825

Sous-Famille Anguinae Gray, 1825

Anquis fragilis Linne, 1758

+ Pseudopus pannonicus Kormos, 1911

(Pseudopus cf. P. pannonicus type A)

(Pseudopus cf. P. pannonicus type B)

cf. Pseudopus

Ophisaurus Daudin, 1803

"Ophisaurus" sp.

cf. "Ophisaurus"

aff. "Ophisaurus"

Super-Famille Varanoidea Gray, 1827

Famille Varanidae Gray, 1827

Varanus Merren, 1820

(cf. Varanus type A)

(cf. Varanus type B)

Ordre Serpentes Linné, 1758

Sous-Ordre Scolecophidia Duméril et Bibron, 1844

Scolécophidien indét.

Sous-Ordre Alethinophidia Nopcsa, 1923

Super-Famille Anilioidea Fitzinger, 1826

Famille Aniliidae Fitzinger, 1826

+ Michauxophis occitanus Bailon, 1988

Super-Famille Booidea Gray, 1825

Famille Boidae, Gray, 1825

Sous-Famille Erycinae Bonaparte, 1831

Eryx Daudin, 1803 (Eryx sp.)

cf. Eryx

Gongylophis (cf. Gongylophis)

Super-Famille Colubroidea Oppel, 1811

Colubroidea indét.

Famille Colubridae Oppel, 1811

Colubridé indét.

"Colubrinés"

Coluber viridiflavus (Lacépède, 1789)Coluber Linnaeus, 1758 (Coluber sp.)cf. MacroprotodonMalpolon monspessulanus (Oppel, 1810)Malpolon cf. M. monspessulanusCoronella austriaca Laurenti, 1768(Coronella cf. C. austriaca)Coronella girondica Daudin, 1803(Coronella cf. C. girondica)cf. CoronellaElaphe longissima (Fitzinger, 1833)Elaphe cf. E. longissimaElaphe aff. E. longissimaElaphe scalaris (Schinz, 1822)Elaphe cf. E. scalariscf. Elaphe

"Natricinés"

Natrix maura (Linné, 1758)Natrix cf. N. mauraNatrix natrix (Linné, 1758)(Natrix cf. N. natrix)Natrix sp.

Famille Elapidae Boie, 1827

Naja Laurenti, 1768 (Naja sp.)

Elapidae indét.

Famille Viperidae Laurenti, 1768

Sous-Famille Viperinae Laurenti, 1768

Vipera (aspis) sp.

Vipera (berus) sp.

Vipera ursinii Bonaparte, 1835

(Vipera cf. V. ursinii)

Vipera aspis Linné, 1758

(Vipera cf. V. aspis)

Vipera (lebetina) sp.

Vipera (xanthina) sp.

GISEMENTS ETUDIES (Fig. 7) ET REPARTITION DES ESPECES

- SETE, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France. Salamandridés: T. marmoratus, Triturus cf. T. marmoratus.e Discoglossidés: Latonia sp.. Pelobatidés: Pelobates cf. P. fuscus. Pelodytidés: Pelodytes cf. P. punctatus. Bufonidés: Bufo cf. B. bufo, Bufo cf. B. calamita, cf. Bufo. Ranidés: Rana sp.. Amphisbaenidés: Blanus cf. B. cinereus. Gekkonidés: Gekkonidé indét. type A. Agamidés: Agama s.l.. Lacertidés: cf. Lacerta, cf. Podarcis. Anguidés: Anquis fragilis, cf. Pseudopus. Varanidés: cf. Varanus type B. Scolécophidiens: Scolécophidien indét.. Erycinés (Boidés): Eryx sp.. Colubridés: Coluber sp., M. monspessulanus, cf. Elaphe, Natrix cf. N. maura. Elapidés: Naja sp., Elapidé indét.. Vipéridés: Vipera sp..
- ZUJAR, Pliocène moyen/supérieur (MN 15/16), Grenade, Espagne. Anguidés: cf. Pseudopus. Vipéridés: Vipera sp. (groupe V. aspis).
- MOREDA, Pliocène moyen/supérieur (MN 15/16), Grenade, Espagne. Varanidés: cf. Varanus type A. Erycinés (Boidés): cf. Eryx. Elapidés: Naja sp..
- MAS-GENEGALS, Pliocène moyen/supérieur, Hérault, France. Bufonidés: B. viridis. Amphisbaenidés: cf. Blanus. Agamidés: Agama s.l.. Colubridés: cf. Elaphe. Vipéridés: Vipera sp. (groupe V. aspis).
- BALARUC II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France. Salamandridés: Ch. pliocenicus, T. marmoratus. Ranidés: Rana sp.. Amphisbaenidés: Blanus sp.. Gekkonidés: Gekkonidé indét.. Agamidés: Agama s.l.. Anguidés: Anquis fragilis, cf. Pseudopus, "Ophisaurus" sp.. Varanidés: cf. Varanus type B. Aniliidés: M. occitanus. Erycinés (Boidés): Eryx sp., cf. Gongylophis. Colubridés: Elaphe cf. E. longissima, Elaphe cf. E. scalaris. Elapidés: Naja sp.. Vipéridés: Vipera sp. (groupe V. xanthina).

- SEYNES, Pliocène supérieur (MN 16), Gard, France. Amphisbaenidés: B. cinereus. Agamidés: Agama s.l.. Lacertidés: Lacerta s. str.. Anguidés: Anquis fragilis. Colubridés: Coronella cf. C. girondica, Malpolon cf. M. monspessulanus, Elaphe cf. E. scalaris, Natrix sp.

- ILES MEDAS, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne. Salamandridés: T. marmoratus. Discoglossidés: DiscoGLOSSUS sp.. Pelobatidés: Pelobates cf. P. cultripes. Bufonidés: B. bufo, Bufo cf. B. calamita. Ranidés: Rana sp.. Amphisbaenidés: B. cinereus. Agamidés: Agama s.l.. Gekkonidés: Gekkonidé indét. type B. Lygosominés (Scincidés): cf. Mabuaya. Lacertidés: L. lepida, Lecerta s. str., cf. Podarcis. Anguidés: Anquis fragilis, cf. Pseudopus, aff. "Ophisaurus". Scolécophidiens: Scolécophidien indét.. Colubridés: Coluber sp., Coronella cf. C. girondica, Natrix cf. N. natrix. Vipéridés: Vipera sp. (groupe V. aspis), Vipera sp. (groupe V. lebetina).

- BALARUC VI et VII, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France. Pelobatidés: Pelobates cf. P. cultripes. Amphisbaenidés: cf. Blanus. Agamidés: Agama s.l.. Colubridés: Coronella cf. C. girondica.

- GALERA 2, Pliocène supérieur (MN 16), Grenade, Espagne. Discoglossidés: DiscoGLOSSUS sp.

- VALLEE DE LA CANTERRANE, Pliocène indéterminé, Roussillon, France. Anguidés: Pseudopus cf. P. pannonicus type B. Vipéridés: Vipera sp. (groupe V. lebetina).

- COVA BONICA, Pliocène indéterminé, Catalogne, Espagne. Malpolon cf. M. monspessulanus. Vipéridés: Vipera sp. (groupe V. lebetina).

- MONTOUSSE 5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France. Salamandridés: S. salamandra, T. marmoratus. Pelodytidés: Pelodytes cf. P. punctatus. Bufonidés: B. bufo. Ranidés: R. temporaria. Anguidés: Anquis fragilis, Pseudopus cf. P. pannonicus type A. Lacertidés: Lacertidé indét.. Colubridés: C. viridiflavus, Coronella cf. C. austriaca, Elaphe aff. E.

longissima, Natrix cf. N. natrix. Vipéridés: Vipera sp. (groupe V. aspis et V. berus).

- **MAS RAMBAULT**, Pléistocène inférieur, Hérault, France. Pelobatidés: Pelobates cf. P. cultripes. Pelodytidés: Pelodytes cf. P. punctatus. Bufonidés: B. calamita. Colubridés: Coronella sp., Natrix sp.. Vipéridés: Vipera sp..

- **CEMENTERIO DE ORCE**, base du Pléistocène, Grenade, Espagne. Gekkonidés: T. mauritanica.

- **VENTA MICENA**, Pléistocène inférieur, Grenade, Espagne. Discoglossidés: Discoglossus sp..

- **LOMA QUEMADA**, Pléistocène inférieur, Grenade, Espagne. Discoglossidés: Discoglossus sp..

- **TERRA AMATA**, Pléistocène moyen ancien, Alpes-Maritimes, France. Pelodytidés: Pelodytes cf. P. punctatus. Bufonidés: B. bufo, B. viridis. Ranidés: R. temporaria. Lacertidés: Lacerta aff. L. lepida. Anguidés: A. fragilis. Colubridés: Malpolon cf. M. monspessulanus, E. longissima, Coronella cf. C. austriaca.

- **BALARUC**, Pléistocène moyen?, Hérault, France. Ranidés: Rana cf. R. dalmatina. Anguidés: A. fragilis.

- **MONTOUSSE 3**, Pléistocène moyen, Hautes-Pyrénées, France. Salamandridés: T. marmoratus. Bufonidés: B. bufo. Ranidés: R. temporaria. Lacertidé indét.. Anguidés: A. fragilis, cf. Pseudopus. Colubridés: Coronella sp., cf. Elaphe, Natrix cf. N. natrix.

- **LUNEL VIEL**, Pléistocène moyen, Hérault, France. Bufonidés: B. bufo.

- **SOLANA DEL ZAMBORINO**, Pléistocène moyen/supérieur, Grenade, Espagne. Discoglossidés: Discoglossus sp.. Colubridés: Coronella cf. C. girondica, Natrix cf. N. natrix.

- **GROTTE DU LAZARET**, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France. Pelodytidés: Pelodytes cf. P. punctatus.

Bufonidés: B. bufo, B. calamita. Ranidés: R. temporaria, Rana sk. R. esculenta. Hylidés: Hyla sp.; Gekkonidés: T. mauritanica, H. turcicus. Scincinés (Scincidés): Chalcides cf. Ch. chalcides. Lacertidés: L. lepida, Lacerta cf. L. viridis, Lacerta s. str., Lacertidé type Podarcis-Psammodromus. Anguidés: A. fragilis. Colubridés: M. monspessulanus, Coluber sp., Elaphe cf. E. longissima, Elaphe cf. E. scalaris, Coronella cf. C. austriaca, Coronella cf. C. girondica, Natrix sp.. Vipéridés: Vipera cf. V. aspis, Vipera cf. V. ursinii, Vipera sp. (groupes V. aspis et V. berus).

- GROTTÉ DE LA CARRIÈRE, Pléistocène supérieur (Riss-Würm), Gerde, Hautes-Pyrénées, France. Salamandridés: S. salamandra. Bufonidés: B. bufo, B. calamita. Ranidés: R. temporaria. Anguidés: A. fragilis. Colubridés: N. maura. Vipéridés: Vipera sp. (groupe V. aspis).

- LA COMBE GRENNAL, Pléistocène supérieur (Paléolithique inférieur: Riss III-Würm II), Dordogne, France. Salamandridés: T. cristatus. Pelobatidés: P. fuscus. Pelodytidés: Pelodytes cf. P. punctatus. Bufonidés: B. bufo, B. calamita. Ranidés: R. temporaria, Rana sk. R. esculenta. Lacertidés: Lacerta s. str., Lacertidé type Podarcis-Psammodromus. Anguidés: A. fragilis. Colubridés: Coronella cf. C. austriaca.

- LA ROCHE COTARD, Pléistocène supérieur (Paléolithique moyen), Indre-et-Loire, France. Pelodytidés: Pelodytes cf. P. punctatus. Bufonidés: B. calamita. Ranidés: R. temporaria.

- LA BRETTE 2, Pléistocène supérieur (Magdalénien), Gers, France. Discoglossidés: A. obstetricans. Bufonidés: B. bufo, B. calamita.

- GROTTÉ DU BOIS DU CANTET, Pléistocène supérieur (Paléolithique supérieur: Würm IV), Hautes-Pyrénées, France. Salamandridés: S. salamandra. Bufonidés: B. bufo, B. calamita. Ranidés: R. temporaria. Lacertidés: Lacertidé type Podarcis-Psammodromus. Anguidés: A. fragilis. Colubridés: Coluber sp., Elaphe cf. E. longissima, Natrix sp.. Vipéridés: Vipera sp. (groupe V. aspis).

- GROTTTE DU NOISETIER, Pléistocène supérieur (Moustérien), Hautes-Pyrénées, France. Discoglossidés: A. obstetricans. Bufonidés: B. bufo. Ranidés: R. temporaria.
- GOUFFRE DU MORTERO, Pléistocène supérieur (probable Würm), Santander, Espagne. Ranidés: R. temporaria.
- GROTTTE DE MALARODE, Pléistocène récent, Pyrénées-Atlantiques, France. Ranidés: R. temporaria. Colubridés: Natrix sp..
- ABRI DE LA CITOYENNE, Pléistocène supérieur (rémanié), Hautes-Pyrénées, France. Bufonidés: B. bufo, B. calamita. Hylidés: Hyla sp.. Ranidés: R. temporaria. Colubridés: C. viridiflavus.
- ARTHEZ D'ASSON (GOUFFRE PH 3), Pléistocène supérieur/Holocène, Pyrénées-Atlantiques, France. Discoglossidés: A. obstetricans. Bufonidés: B. bufo. Ranidés: R. temporaria.
- PIERRES BLANCHES, Pléistocène indéterminé, Hérault, France. Pelodytidés: Pelodytes cf. P. punctatus. Bufonidés: B. bufo, B. calamita. Colubridés: C. viridiflavus, cf. Coronella.
- FONT JUVENAL, Néolithique, Aude, France. Pelobatidés: P. cultripes. Bufonidés: B. bufo, B. calamita. Ranidés: Rana sk. R. esculenta. Lacertidés: L. lepida. Colubridés: Malpolon cf. M. monspessulanus.
- LES BARTHES, Néolithique, Hautes-Pyrénées, France. Ranidés: R. temporaria.
- CLAIRVAUX LES LACS, Néolithique moyen (Chasséen), Jura, France. Ranidés: R. temporaria.
- BAUME CLAIRE/BAUME SOURDE, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France. Pelodytidés: Pelodytes cf. P. punctatus. Bufonidés: B. bufo. Lacertidés: Lacerta cf. L. viridis, Lacerta s. str.. Anguidés: A. fragilis. Colubridés: Elaphe cf. E. longissima, Coronella cf. C. austriaca.
- SAINT-PAUL-TROIS-CHATEAUX: LES MOULINS, Néolithique moyen (Chasséen, Drôme, France. Pelobatidés: P. cultripes. Pelodytidés: Pelodytes cf. P.

punctatus. Bufonidés: B. bufo, B. calamita. Ranidés: Rana sk. R. esculenta.
Colubridés: Elaphe cf. E. scalaris, Natrix cf. N. natrix. Vipéridés: Vipera
sp..

- CHATEAUNEUF-DU-RHONE: LA ROBERTE, Néolithique moyen (Chasséen),
Drôme, France. Pelobatidés: P. cultripes. Pelodytidés: Pelodytes cf. P.
punctatus. Bufonidés: B. bufo, B. calamita. Ranidés: Rana sk. R. esculenta.
Lacertidés: L. lepida. Colubridés: Coronella sp., Natrix sp..

- LA RIPPE, Holocène: 3e millénaire/actuel, Yonne, France.
Discoglossidés: A. obstetricans. Bufonidés: B. bufo, B. calamita. Ranidés:
R. temporaria.

- CAUNE DE L'ARAGO, couches subactuelles, Pyrénées-Orientales, France.
Discoglossidés: Discoglossus sp.

DISTRIBUTION DES ESPECES ETUDIES AU COURS DU PLIOCENE ET DU
QUATERNAIRE EN EUROPE OCCIDENTALE

	QUATERNAIRE					
	PLIOCENE		PLEISTOCENE			HOLOCENE
	moy.	sup.	inf.	moy.	sup.	
<i>Micropterus wezei</i>		•				
<i>Salamandra salamandra</i>		•	•		• •	
<i>Chelotriton pliogenicus</i>		•				
<i>Iriturus cristatus</i>					•	
<i>Iriturus sarmocatus</i>	•	•	•	•		
<i>Iriturus</i> cf. <i>I. sarmocatus</i>	•					
<i>Latonia</i> sp.	•					
<i>Discoglossus</i> sp.		• •	•		•	
<i>Alytes obstetricans</i>						
<i>Pelobates fuscus</i>					•	• •
<i>Pelobates</i> cf. <i>P. fuscus</i>	•				•	
<i>Pelobates cultripes</i>						
<i>Pelobates</i> cf. <i>P. cultripes</i>		• •	•			• • •
<i>Pelodytes</i> cf. <i>P. punctatus</i>	•		• •	• •	• •	
<i>Bufo bufo</i>	•	•	•	• •	• •	• •
<i>Bufo</i> cf. <i>B. bufo</i>	•		•	• • • •	• • • • •	• • • • •
<i>Bufo calamita</i>			•		• • • • •	• • • •
<i>Bufo</i> cf. <i>B. calamita</i>	•	•		•	• • • • •	• • • •
<i>Bufo viridis</i>		•				
cf. <i>Bufo</i>	•			•		
<i>Hyla</i> sp.						
<i>Rana temporaria</i>				•	•	
<i>Rana</i> cf. <i>R. dalmatina</i>			•	• •	• • • • •	• • • • •
<i>Rana</i> sk. <i>R. esculenta</i>				•		
<i>Rana</i> sp.	•	•	•	•		• • •
<i>Blanus cinereus</i>		• •				
<i>Blanus</i> cf. <i>B. cinereus</i>	•					
<i>Blanus</i> sp.		•				
cf. <i>Blanus</i>		•				
<i>Tarentola mauritanica</i>						
<i>Hemidactylus turcicus</i>			•	•		
Gekkonidé indét.	•	• •				
<i>Agama</i> s.l.	•	• • •				
<i>Chalcides</i> cf. <i>Ch. chalcides</i>						
cf. <i>Mabuia</i>						•
<i>Lacerta lepida</i>		•				
<i>Lacerta</i> aff. <i>L. lepida</i>		•		•		• •
<i>Lacerta</i> cf. <i>L. viridis</i>				•		
cf. <i>Lacerta</i>	•			•		•
cf. <i>Podarcis</i>	•	•				

— espèce actuellement présente dans la région

5
DISTRIBUTION DES ESPECES ETUDIES AU COURS DU PLIOCENE ET DU
QUATERNAIRE EN EUROPE OCCIDENTALE

	QUATERNAIRE					
	PLIOCENE		inf.	PLEISTOCENE		HOLOCENE
	moy.	sup.		moy.	sup.	
<i>Anguis fragilis</i>	• —	• • • •	• —	• • •	• • • •	• • • —
cf. <i>Pseudopus</i>	• — •	• •	—	•	—	—
<i>Pseudopus</i> cf. <i>P. pannonicus</i>	—	• •	•	—	—	—
" <i>Ophisaurus</i> " sp., aff et cf.	—	• •	—	—	—	—
cf. <i>Varanus</i>	• — •	•	—	—	—	—
Scolécophidien indét.	• —	•	—	—	—	—
<i>Michauxophis occitanus</i>	—	•	—	—	—	—
<i>Eryx</i> sp.	• —	•	—	—	—	—
cf. <i>Eryx</i>	—	•	—	—	—	—
cf. <i>Gongylophis</i>	—	•	—	—	—	—
<i>Coluber viridiflavus</i>	—	—	•	—	—	• —
<i>Coluber</i> sp.	• —	•	—	• —	•	—
cf. <i>Macroprotodon</i>	—	•	—	—	—	—
<i>Malpolon monspessulanus</i>	• —	—	—	• —	—	—
<i>Malpolon</i> cf. <i>monspessulanus</i>	—	• • • •	—	• —	—	• —
<i>Coronella</i> cf. <i>C. austriaca</i>	—	—	•	• • —	• —	• —
<i>Coronella</i> cf. <i>C. girondica</i>	—	• • •	—	• • •	—	—
<i>Coronella</i> sp.	—	—	•	• •	—	• —
<i>Elaphe longissima</i>	—	—	—	•	—	—
<i>Elaphe</i> cf. <i>E. longissima</i>	—	• —	—	• —	• —	• —
<i>Elaphe</i> aff. <i>E. longissima</i>	—	—	•	—	—	—
<i>Elaphe</i> cf. <i>E. scalaris</i>	—	• •	—	• —	—	• —
cf. <i>Elaphe</i>	• • —	—	—	• —	—	—
<i>Natrix naura</i>	—	—	—	—	• —	—
<i>Natrix</i> cf. <i>N. naura</i>	•	—	—	—	—	—
<i>Natrix</i> cf. <i>N. natrix</i>	—	• —	• —	• —	• —	• —
<i>Natrix</i> sp.	—	• —	• —	• —	• •	• —
<i>Naja</i> sp.	• • —	•	—	—	—	—
<i>Vipera</i> cf. <i>V. aspis</i>	—	—	—	• —	—	—
<i>Vipera</i> (groupe <i>V. aspis</i>)	• • —	• —	• —	• —	• —	—
<i>Vipera</i> (groupe <i>V. berus</i>)	—	—	• —	• —	—	—
<i>Vipera</i> sp.	• —	—	• —	—	—	• —
<i>Vipera</i> (groupe <i>V. lebetina</i>)	—	• •	—	—	—	—
<i>Vipera</i> (groupe <i>V. xanthina</i>)	—	• •	—	—	—	—
<i>Vipera</i> cf. <i>V. ursinii</i>	—	—	—	• —	—	—

— espèce actuellement présente dans la région

DISTRIBUTION DES ESPECES RECONNUES PAR FAMILLE ET GISEMENT

Balaruc II: *Mioproteus wezei*

PROTEIDES

	<i>S. salamandra</i>	<i>Ch. pliocenicus</i>	<i>I. cristatus</i>	<i>I. marmoratus</i>	<i>I. cf. I. marmoratus</i>
Sète				+	+
Medas				+	
Balaruc II		+		+	
Montoussé-5	+			+	
Montoussé-3				+	
Combe Grenal			+		
La Carrière	+				
Bois du Cantet	+				

SALAMANDRIDES

	<i>Latonia</i> sp.	<i>DiscoGLOSSUS</i> sp.	<i>A. obstetricans</i>
Sète	+		
Medas		+	
Galera-2		+	
Loma Quemada		+	
Venta Micena		+	
Solana Zamborino		+	
Noisetier			+
Brette-2			+
Rippe			+
Arthez d'Asson			+
Araço		+	

DISCOGLOSSIDES

	P. fuscus	P. cf. P. fuscus	P. cultripes	P. cf. P. cultripes	P. cf. P. punctatus
Sète		+			+
Medas				+	
Balaruc VII				+	
Montoussé-5					+
Mas Rambault				+	+
Terra-Amata					+
Lazaret					+
Roche-Cotard					+
Combe Grenal	+				+
Pierres Blanches					+
Font-Juvenal			+		
Les Moulins			+		+
Baume Claire/Sourde					+
La Roberte			+		

PELOBATIDES
ET
PELODYTIDES

	B. bufo	B. cf. B. bufo	B. calamita	B. cf. B. calamita	B. viridis	cf. Bufo
Sète		•		•		•
Mas Gèneqals					•	
Medas	•			•		
Montoussé-5	•					
Mas Rambault			•			
Terra-Amata	•				•	
Lunel-Viel	•					
Montoussé-3	•					
Lazaret	•		•			
Combe Grenal	•		•			
Roche-Cotard			•			
Bois du Cantet	•		•			
La Carrière	•		•			
Noisetier	•					
Pierres-Blanches	•		•			
Brette-2	•		•			
Arthez d'Asson	•					
Citoyenne	•		•			
Font-Juvenil	•		•			
Les Moulins	•		•			
La Roberte	•		•			
Baume Claire/Sourde	•					

BUFONIDES

	Hyla sp.	R. temporaria	R. cf. R. dalmatina	R. cf. R. esculenta	Rana sp.
Sète					•
Medas					•
Balaruc II					•
Montoussé-5		•			
Mas Rambault				•	
Balaruc indét.			•		
Lazaret	•	•		•	
Combe-Grenal		•			
Roche-Cotard		•			
Noisetier		•			
Bois du Cantet		•			
La Carrière		•	•		
Mortero		•			
Malarode-1		•			
Arthez-d'Asson		•			
Les Barthes		•	•		
Citoyenne	•	•			
Font-Juvenal				•	
Clairveaux		•			
Les Moulins				•	
La Roberte				•	

HYLIDES
ET

RANIDES

	B. cinereus	B. cf. B. cinereus	Blanus sp.	cf. Blanus
Sete		•		
Mas Gèneqals				•
Medas	•			
Seynes	•			
Balaruc II			•	
Balaruc VII				•

AMPHISBAENIDES

	T. mauritanica	H. turcicus	Gekkonidé type A	Gekkonidé type B	Gekkonidé indét.
Sete			•		
Medas				•	
Balaruc II					•
Orce	•				
Lazaret	•	•			

GEKKONIDES

	Aqama s.l.	cf. Mabuya	Ch. cf. Ch. chalcides
Sete	•		
Medas	•	•	
Mas G�n�gals	•		
Seynes	•		
Balaruc II et VI	•		
Lazaret			•

AGAMIDES
ET
SCINCIDES

LACERTIDES

	L. lepida	L. aff. L. lepida	L. cf. L. viridis	cf. Lacerta	cf. Podarcis	Dentaire type Lacerta	Dentaire type Podarcis- Psammodromus
Sete				•	•	•	
Medas	•				•	•	•
Seynes				•		•	
Terra-Amata		•					
Lazaret	•		•			•	•
Combe-Grenal						•	•
Bois du Cantet							•
Font-Juvenal	•						
La Roberte	•						
Baume Claire/Sourde			•			•	

Gisement	<i>Anguis fragilis</i>	<i>Pseudopus cf. P. pannonicus</i> Type A	<i>Pseudopus cf. P. pannonicus</i> Type B	<i>cf. Pseudopus</i>	<i>"Ophisaurus" sp.</i>	<i>aff. "Ophisaurus"</i>	<i>"Ophisaurus" sp. Morphotype vertebral</i>
Zujar				•			III
Sete	•			•			
Seynes	•						
Balaruc II	•			•	•		IV
Iles Medas	•			•			I et II
Vendargues		•				•	
Vallee de la Canterrene			•				
Montousse 5	•	•					
Montousse 3	•			•			
Balaruc (plus vieux que la Fage)	•						
Grotte dela Carrière	•						
Grotte du Lazaret	•						
Combe Grenal	•						
Grotte du bois du Cantet	•						
Baume Claire/Sourde	•						

ANGUIDES

	cf. Varanus	cf. Varanus	cf. Varanus
Sète	•		
Moreda		•	
Balaruc II			•

VARANIDES

	Scolec. indet.
Sète	•
Medas	•

SCOLECOPHIDIENS

Balaruc II: *Michauxophis occitanus* ANILIIDES

	Eryx sp.	cf. Eryx	cf. Gongylophis
Sète	•		
Moreda		•	
Balaruc II	•		•

ERYCINES

COLUBRIDES

	<i>C. viridiflavus</i>	<i>Coluber</i> sp.	<i>cf. Macropotodon</i>	<i>M. monspessulanus</i>	<i>M. cf. M. monspessulanus</i>	<i>C. cf. C. austriaca</i>	<i>C. cf. C. girondica</i>	<i>Coronella</i> sp.	<i>cf. Coronella</i>	<i>E. longissima</i>	<i>E. cf. E. longissima</i>	<i>E. aff. E. longissima</i>	<i>E. cf. E. scalaris</i>	<i>cf. Elaphe</i>	<i>N. maura</i>	<i>N. cf. N. maura</i>	<i>N. cf. N. natrix</i>	<i>Natrix</i> sp.
Sète		•		•										•		•		
Mas Gèneqals														•				
Medas		•	•		•		•										•	
Seynes					•		•						•					•
Balaruc II					•						•		•					
Balaruc VII							•											
Cova-Bonica					•													
Montoussé-5	•					•						•					•	
Mas Rambault								•										
Terra-Amata					•	•				•								
Montoussé-3							•							•			•	
Lazaret		•		•		•	•			•			•					•
Combe-Grenal						•												
Bois du Cantet		•								•								•
La Carrière															•			
Malarode																		•
Solana del Zamborino							•											
Pierres Blanches	•								•									
Citoyenne	•																	
Font-Juvenal					•													
Les Moulins										•			•				•	
La Roberte							•											•
Baume Claire/Sourde					•					•								

	Naja sp.	Elapidé indét.
Sète	•	•
Moreda	•	
Balaruc II	•	

ELAPIDES

VIPERIDES

	V. cf. V. aspis	V. cf. V. ursinii	Vipera sp. (groupe aspis)	Vipera sp. (groupe berus)	Vipera sp.	Vipera sp. (groupe lebetina)	Vipera sp. (groupe xanthina)
Sète					•		
Zujar			•				
Mas Gènegals			•				
Medas			•			•	
Balaruc II							•
Vallée de la Canterrane						•	
Cova Bonica							•
Montoussé-5			•	•			
Mas Rambault					•		
Lazaret	•	•	•	•			
La Carrière			•				
Bois du Cantet			•				
Les Moulins					•		

Classe Amphibia Linne, 1758
 Ordre Caudata Scopoli, 1777
 Sous-ordre Proteoidea Müller, 1831
 Famille Proteidae Gray, 1825

Introduction.-

Les Protéidés constituent une famille d'urodèles assez primitive et représentée actuellement par deux genres: le genre cavernicole européen Proteus et le genre nord-américain Necturus qui habite les eaux libres.

Le genre monospécifique Proteus (une seule espèce, Proteus anguinus) se trouve dans l'ensemble de cavernes de la côte est de l'Adriatique, de l'Istrie au Montenegro, Yougoslavie et une petite colonie vit dans le Nord-Est de l'Italie (Arnold et Burton, 1978); le genre Necturus est représenté par six espèces que l'on trouve dans le centre et l'est des Etats-Unis (Frost, 1985).

Ce sont des urodèles aquatiques et paedomorphes, dont l'animal à l'état adulte, bien qu'il possède des poumons, conserve des branchies externes plumeuses de développement variable suivant la teneur en oxygène de l'eau. Ils se nourrissent de petits invertébrés aquatiques (insectes et crustacés le plus souvent); les formes américaines peuvent aussi se nourrir, bien que plus rarement, de petits poissons. Ils sont généralement ovipares et éventuellement ovovivipares.

A l'état fossile, les Protéidés sont connus depuis le Paléocène supérieur en Amérique du Nord: Necturus krausei du Paléocène supérieur du Canada (Naylor, 1978). En Europe, la famille est représentée par Mioproteus caucasicus du Miocène inférieur d'Allemagne (MN 5, Orléanien) et du Miocène moyen (sans précision) du Caucase et du Kazakhstan oriental, U.R.S.S. (Estes, 1981) et M. wezei du Pliocène supérieur (MN 16) de Weze, en Pologne

(Estes, 1984). Le genre actuel Proteus est mentionné dans le Pléistocène d'Allemagne (P. bavaricus Brunner, 1956). Néanmoins, et bien que l'attribution au genre Proteus de la pièce sur laquelle est basée cette espèce, un parasphénoïde, semble être correcte (Estes, 1981), la création d'une espèce compte tenu de la description et de la figure fournies par Brunner (1956), n'est pas pleinement justifiée (Estes et Darevsky, 1977; Estes, 1981). D'autre part, une nouvelle étude d'Orthophya longa du Miocène supérieur d'Allemagne (Herre, 1935) s'avère indispensable, sa diagnose étant très incomplète: "différent des autres Proteidés jusque-là connus par son plus grand allongement" (Estes, 1981). Herre (1935) considère qu'Orthophya est proche de Proteus, tandis que Estes et Darevsky (1977), font remarquer la possibilité d'une synonymie entre Mioproteus et Orthophya. L'absence du spécimen type, maintenant détruit, d'Orthophya rend impossible une confirmation de l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Genre Mioproteus Estes et Darevsky, 1977

Mioproteus wezei Estes, 1984

(fig. 8)

Matériel et localité.-

- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: une vertèbre dorsale (Coll. Sabatier).

Description.-

Il s'agit d'une vertèbre amphicoele et de taille moyenne (longueur du centrum =4,4mm; longueur maximale entre les pré- et les postzygapophyses =6,24mm et largeur maximale de l'arc neural =2,7mm).

En vue dorsale, la vertèbre présente une neurépine bien différenciée, longue et relativement basse. Antérieurement, elle s'étend jusqu'au bord antérieur de l'arc neural. Postérieurement, elle est bien séparée des

processus postérieurs et n'atteint pas le bord postérieur de l'arc neural. Les pré- et les postzygapophyses sont bien développées et individualisées du reste de la vertèbre; elles se situent dans les prolongements des diagonales d'un arc neural plus ou moins subrectangulaire. La surface articulaire des prézygapophyses est ovale. Les bords latéraux de l'arc neural sont relativement droits et parallèles à l'axe longitudinal de la vertèbre. Les processus postérieurs ("forking processes" des auteurs de langue anglaise) sont bien individualisés l'un de l'autre et constituent (au moins le processus gauche, le droit étant cassé) une pointe postérieure émoussée et bien développée.

En vue ventrale, le centrum est très rétréci latéralement et constitue une carène hémale longue, mince et à bord ventral plus ou moins tranchant. Deux petites basapophyses sont présentes sur la face postéro-ventrale du centrum. Les foramens subcentraux, en position médiale et à la base des processus transverses, semblent être profonds et bien développés.

En vue latérale, le processus transverse, cassé des deux côtés, correspond au modèle morphologique existant chez Proteus et pourtant il devait être unicipital. Il est constitué d'une lame horizontale longue (=processus transverse proprement dit), d'une lame dorsale verticale, modérément robuste qui rejoint dorsalement la crête interzygapophysaire, et d'une petite lame ventrale oblique et placée plus antérieurement que la lame dorsale. Deux foramens prolongés par un sillon longitudinal s'ouvrent sur le processus transverse et de chaque côté de la lame dorsale. Ventralement, ces deux foramens rejoignent le foramen subcentral correspondant. La crête interzygapophysaire est saillante, sa portion antérieure étant plus ou moins horizontale, tandis que sa portion postérieure est nettement courbée dorsalement. La présence ou absence de foramens latéraux (=sortie du nerf spinal) ne peut pas être établie. Si ces foramens sont présents, ils sont très petits, au nombre de deux ou trois de

chaque côté de la vertèbre et logés dans une profonde dépression située sous la crête interzygapophysaire et juste derrière la crête dorsale du processus transverse. Les processus postérieurs de l'arc neural, s'étendent modérément vers l'avant.

En vues antérieure et postérieure, l'arc neural est surbaissé et les cotyles sont subcirculaires, avec une cavité cotylienne profonde et dépourvue de calcification autour de la corde dorsale.

Discussion.-

Parmi les Proteidés actuels, le genre américain Necturus, avec toutes ses formes fossiles et actuelles présente des vertèbres plus allongées, avec une neurépine prolongée postérieurement en une pointe interzygapophysaire bien développée et non bifurquée et des processus transverses bicipitaux. Le genre européen Proteus se caractérise, entre autre, par la présence d'une neurépine faiblement développée et très basse, d'un arc neural plus rétréci et à bords latéraux incurvés médialement et par l'absence de basapophyses sur la face postéro-ventrale du centrum. D'autre part, les vertèbres de Proteus, montrent un degré d'ossification nettement plus faible que celui de notre fossile.

Par contre, le genre fossile Mioproteus montre un ensemble de caractères qui correspond à celui du fossile de Balaruc II: (1) vertèbre bien ossifiée et plus ou moins robuste; (2) neurépine longue, basse et bien différenciée; (3) arc neural modérément élargi et avec des bords latéraux plus ou moins droits et parallèles à l'axe vertébral; (4) foramens de chaque côté de la lame dorsale du processus transverse bien développés et confluant ventralement avec le foramen subcentral et (5) basapophyses présentes. Parmi les espèces de Mioproteus, M. caucasicus montre des vertèbres avec un arc neural plus élargi, une carène hémale plus large avec un bord ventral généralement plat, et une neurépine très souvent bifurquée

postérieurement et prolongée sur les processus postérieurs de l'arc neural lesquels semblent être plus séparés entre eux que chez notre fossile. En revanche, M. wezei a une morphologie vertébrale tout à fait semblable à celle du fossile de Balaruc II: arc neural modérément élargi, neurépine séparée des processus postérieurs, carène hémale généralement mince et tranchante, et portion postérieure de la crête interzygapophysaire courbée dorsalement (Estes, 1984). Seule la longueur antérieure des processus postérieurs de l'arc neural différencie ces deux formes du Pliocène européen. Antérieurement, ils atteignent généralement le niveau de la crête dorsale du processus transverse dans le fossile de Weze (Estes, 1984), tandis que dans notre fossile, ils sont plus courts. Néanmoins, cette variation est sans doute liée à la position de la vertèbre dans l'axe vertébral. Il s'agit donc, d'un représentant de M. wezei, jusqu'à présent connu seulement dans le Pliocène supérieur de Weze en Pologne.

D'après l'ensemble des herpétofaunes trouvées dans les gisements qui ont fourni M. caucasicus et M. wezei, Estes et Darevsky (1977) et Estes (1984) concluent que le mode de vie de Mioproteus devait être très semblable à celui que présente la plupart des Salamandridés actuels et le Protéidé américain Necturus, c'est-à-dire, un mode de vie plus ou moins aquatique, en eau libre et non cavernicole comme cela est le cas pour P. anquinus, le seul représentant actuel de la famille en Europe. L'herpétofaune fossile de Balaruc II et celle de la faune des vertébrés du gisement en général (Michaux com. pers.) va dans le sens de cette hypothèse; aucun des vertébrés décrits à Balaruc II ne montre une tendance à la vie cavernicole.

Sous-ordre Salamandroidea Muller, 1831

Famille Salamandridae Goldfuss, 1820

Introduction.-

Parmi les différentes familles qui constituent l'ordre des Caudata ou des Urodèles, la famille Salamandridae est une des plus largement répandues. Elle comprend actuellement 14 genres et environ 43 espèces distribuées dans la zone tempérée de la région holartique: en Europe, en Asie, en Amérique du Nord et aussi dans le nord de l'Afrique.

Il s'agit d'une famille assez cosmopolite et d'une très grande diversité chez qui le temps de vie passé sur la terre ferme ou dans le milieu aquatique varie considérablement d'un genre à l'autre. Ainsi on trouve des formes principalement terrestres telles que Salamandra, Salamandrina, Chioglossa ou Tylototriton, d'autres, Euproctus et Pleurodeles, sont nettement aquatiques, tandis que les espèces du genre Triturus, bien que souvent terrestres, passent dans l'eau au moins la saison de reproduction.

La plupart des Salamandridés sont ovipares et plus rarement ovovivipares. La fécondation est interne; le mâle transmet à la femelle son sperme contenu dans un spermatophore, à l'issue, généralement, d'une longue parade nuptiale.

Toutes les espèces se nourrissent essentiellement de petits invertébrés aquatiques ou terrestres: vers, limaces, insectes et crustacés.

La famille se reconnaît, entre autre, par les longues projections postérieures, munies de dents, des vomers; l'absence d'angulaire, lachrymal, septomaxillaire et fréquemment du deuxième épibranchial; une columelle fusionnée; un arc fronto-squamosal fréquemment présent; des vertèbres opisthocoeles; une sortie du deuxième nerf spinal à travers les

parois de l'atlas et par leur fécondation interne (Francis, 1934, Thorn, 1968 et Estes, 1981).

Les Salamandridés sont connus à l'état fossile depuis le Paléocène supérieur d'Allemagne et de France (Estes, 1981).

Genre *Salamandra* Laurenti, 1769

Le genre *Salamandra* comprend actuellement deux espèces: *S. salamandra* dans le sud et le centre de l'Europe, nord-ouest de l'Afrique et l'ouest de l'Asie et *S. atra* restreinte aux régions alpines d'Europe (Arnold et Burton, 1978; Matz et Weber, 1983). Une espèce fossile, *S. sansaniensis*, considérée comme l'ancêtre des espèces actuelles (Estes et Hoffstetter, 1976), est connue dans l'Eocène supérieur d'Angleterre (Milner et al., 1982) et de France (Rage, 1988a), et très probablement dans l'Eocène supérieur d'Allemagne (Estes, 1981), l'Oligocène inférieur et le Miocène supérieur de France et d'Allemagne, le Miocène inférieur d'Espagne (Estes, 1981) et le Miocène ou le Pliocène de Grèce (Sanchiz, 1989).

Salamandra, est principalement caractérisée par les caractères suivants: présence de prémaxillaires non fusionnés entre eux; arc fronto-squamosal absent; operculum non ossifié; côtes caudo-sacrées absentes; nasaux étroitement en contact; poumons présents; langue ovale, presque ronde, libre sur les côtés et légèrement libre en arrière; premier épibranchial fusionné ou absent; premier basibranchial, premier et deuxième cératobranchial et cératohyal cartilagineux (Thorn, 1968; Wake et Ozeti, 1969).

Le genre est présent en Europe depuis l'Eocène inférieur de Dormaal en Belgique (cf. *Salamandra*, Hecht et Hoffstetter, 1962 et Sanchiz, 1983) et

probablement dans le Paléocène supérieur de France: fossiles de type Salamandra, (Estes et al., 1967 et Sanchiz, 1983).

Salamandra salamandra (Linné, 1758)

- 1976a, Salamandra sp., Clot et al., p. 152 et 158.
- 1976b, Salamandra sp., Clot et al., p. 513.
- 1977a, Salamandra sp., Rage, p. 71-72.
- 1984, Salamandridé indét., Rage, p. 47.

Matériel et localités.-

- Montoussé 5, Pléistocène inférieur, Hautes Pyrénées, France: deux prootique-exoccipitiaux; 11 fragments d'humérus; 16 fragments de fémurs; deux atlas; 55 vertèbres dorsales; deux vertèbres sacrées et 13 vertèbres caudales (CLOT).

- Grotte de la Carrière, Pléistocène supérieur (Riss-Würm), Gerde, Hautes-Pyrénées, France: deux fragments de maxillaire; un fragment de dentaire; sept fragments d'humérus; cinq fragments de fémurs; 18 vertèbres dorsales et deux vertèbres caudales. La présence des Salamandridés dans ce gisement (Salamandra sp.) a déjà été mentionnée par Rage (1977a).

- Grotte du bois du Cantet, Boyau 7, Pléistocène supérieur (Würm), Espèche, Hautes Pyrénées, France: trois humérus (CLOT).

Description.-

- (a) Prootique-exoccipital (=otooccipitiaux sensu Estes et Hoffstetter, 1976) (Fig. 9: a,b).

Ces deux éléments osseux sont fortement fusionnés entre eux, aucune trace de suture étant visible. La fenêtre ovale ("fenestra vestibuli"

sensu Francis, 1934) occupe une position postéro-latérale, elle n'est pas visible en vue dorsale et faiblement en vue ventrale. Cette fenêtre ovale ne présente aucune trace de l'operculum et elle est entourée par une forte crête circulaire.

En vue dorsale, une forte crête en V, dont la pointe s'oriente antéro-latéralement, se situe sur la face dorsale du prootique. La branche latérale ("crista muscularis"; Francis, 1934) de cette crête constitue la limite supérieure de la zone d'insertion du squamosal sur cet os. L'insertion du squamosal est nettement séparée de celle du pariétal. Postérieurement à cette crête, la surface dorsale de l'os présente deux gonflements qui correspondent à la position des canaux semi-circulaires de l'oreille interne. Une large expansion médiale comprend la zone d'union avec l'autre prootique-exoccipital.

En vue antérieure, une profonde encoche ventrale constitue le passage du nerf V (=trijumeau).

En vue ventrale, le processus basal occupe une position assez antérieure, devant la fenêtre ovale.

En vue médiale, cinq foramens sont visibles. Le plus antérieur, plutôt qu'un foramen, constitue la profonde encoche qui correspond au passage du nerf trijumeau; suivent un large foramen acoustique (passage du nerf acoustique) correspondant en position plus interne à deux foramens plus petits pour les différentes branches du nerf; un foramen périlymphatique et, postérieurement, le foramen postotique, ou foramen vague (passage des nerfs glossopharyngien et vague). Sur le foramen acoustique, près du mur dorsal du prootique, s'ouvre un petit foramen, le foramen endolymphatique.

En vue postérieure, un large foramen magnum s'ouvre médialement. Il est limité latéro-ventralement par la surface articulaire pour le processus odontoïde de l'atlas. Les condyles occipitaux sont modérément développés et possèdent une surface articulaire plus ou moins circulaire. Le foramen

postotique est profondément logé dans la fosse condyloïde, à la base de chaque condyle occipital.

En vue latérale, la fenêtre ovale est circulaire et limitée par une crête robuste. Le foramen postotique se place dans une profonde dépression entre le condyle et la fenêtre ovale. Antéro-dorsalement, l'impression formée par l'insertion du squamosal présente un développement modéré.

- (b) Maxillaire.-

Deux fragments de maxillaire provenant de la grotte de la Carrière sont attribués à cette espèce. Ils diffèrent des maxillaires d'anoures présents dans le même gisement par la présence d'une lame horizontale plus large et d'une "pars facialis" plus développée. Les dents sont petites et très serrées les unes contre les autres.

- (c) Dentaire.-

Il s'agit d'un os long, mince et incurvé médialement dans sa partie antérieure. En vue ventrale, le canal de Meckel est largement ouvert postérieurement. Antérieurement, il est partiellement recouvert par le dentaire et constitue un étroit sillon médial. La partie antérieure du dentaire entoure complètement le canal de Meckel.

La symphyse mandibulaire est très réduite et présente une surface articulaire ovale et située à l'extrémité antérieure de l'os. Les dents sont très petites, serrées les unes contre les autres; leur apex est toujours brisé.

- (d) Humérus.-

Il s'agit d'un os long, à diaphyse plus ou moins droite qui s'élargit progressivement à partir de sa moitié distale. La crête ventrale est bien développée, de forme triangulaire et proximale elle atteint la tête de l'os. Du côté dorsal, une petite crête dorsale en crochet est bien visible.

L'extrémité distale de l'os est toujours incomplète, seule une petite portion du condyle subsiste. Chez l'animal vivant, cette portion distale

reste toujours cartilagineuse et peu minéralisée. La fosse cubitale peu profonde, monte assez haut sur la diaphyse (approximativement sur un tiers de sa longueur totale) et elle est bien limitée du côté ulnaire mais pas du côté radial. L'épicondyle ulnaire est légèrement plus développé que l'épicondyle radial.

En vue dorsale, la fosse de l'olécrane est large et a des limites diffuses.

- (e) Fémur.-

Le fémur est un os long et sigmoïde en vue latérale. La tête du fémur est plus ou moins arrondie et possède une surface articulaire plus ou moins ovale. Elle présente une dépression ventrale profonde.

Le trochanter constitue, sur la face ventrale de l'os un robuste processus en crochet qui se prolonge antérieurement et postérieurement par une crête basse et mince.

Distalement, l'os est aplati dorso-ventralement et montre une section ovale.

- (f) Vertèbres.-

Pratiquement toutes les régions de la colonne vertébrale sont représentées dans les différents gisements étudiés.

L'atlas (Fig. 9c) est une vertèbre courte, modérément haute et robuste. Les apophyses transverses manquent; à leur place, deux petites excroissances osseuses sont présentes.

La neurépine est haute et robuste; un étranglement central est visible en vue dorsale, les parties antérieure et postérieure étant plus larges. Antérieurement, la neurépine présente deux crêtes latérales et une crête centrale prolongée jusqu'au bord antérieur de l'arc neural.

En vue latérale, la vertèbre est légèrement plus haute que longue (processus odontoïde non compris). La neurépine est haute et légèrement plus basse postérieurement. Le foramen du premier nerf spinal, situé

derrière le cotyle d'articulation correspondant, est bien développé et partiellement entouré par une forte crête. Le foramen pour le deuxième nerf spinal, plus petit que le premier, se situe dans une profonde dépression dans la moitié postérieure de la vertèbre. Le foramen nourricier, très petit, occupe une position centrale et légèrement dorsale par rapport aux autres foramens.

En vue ventrale, la vertèbre présente un aspect triangulaire. Le centrum est étroit, peu développé et muni de deux crêtes ventrales modérément développées.

En vue antérieure, le canal neural présente une forme en ogive. Les condyles sont bien individualisés et montrent une surface d'articulation circulaire.

Les vertèbres dorsales sont opisthocoeles, allongées et avec un arc neural aplati dorso-ventralement. La neurépine est toujours présente, elle est longue, mince et basse et généralement elle n'atteint pas la limite postérieure de l'arc neural, lequel présente une échancrure postéro-médiale modérément profonde. La crête dorsale qui relie la prézygapophyse au processus transverse dorsal est faiblement développée. Les supports costaux sont formés de deux processus transverses, dorsal et ventral, cylindriques et plus ou moins dirigés postéro-latéralement suivant la position qu'occupe la vertèbre sur l'axe vertébral; une lame osseuse relie les deux processus transverses de chaque support costal sur presque toute leur longueur.

L'insertion des muscles constitue deux petits gonflements, un de chaque côté de la neurépine, sur la moitié postérieure de l'arc neural.

Ventralement, les foramens subcentraux présentent une taille et une localisation variables, généralement ils sont prolongés latéralement par un sillon; le condyle présente une petite constriction postcondyloire et la lame qui relie le processus costal au centrum est peu développée.

En vue antérieure, le condyle est modérément aplati dorso-ventralement et présente, le plus souvent, une fosse notochordale bien visible.

Postérieurement, le cotyle est profond et aplati dorso-ventralement tout comme l'arc neural.

Malgré la grande homogénéité morphologique existant entre les vertèbres dorsales, quelques différences peuvent être observées: les vertèbres les plus antérieures sont légèrement plus courtes et possèdent une neurépine plus haute, un arc neural plus bombé que sur les dorsales moyennes, des processus transverses plus robustes et presque perpendiculaires à l'axe de la vertèbre et des foramens subcentraux généralement plus petits que sur les autres vertèbres dorsales. Tandis que dans les vertèbres dorsales les plus postérieures, les processus transverses sont moins robustes et orientés plus postérieurement et l'arc neural est légèrement plus bombé que sur les dorsales moyennes.

La vertèbre sacrée (Fig. 10 a, b) est reconnaissable par la présence de processus transverses robustes et longs. La vertèbre est plus courte et plus large que les vertèbres dorsales. L'arc neural est fortement aplati dorso-ventralement et les foramens subcentraux sont petits.

Dans la région caudale deux zones se distinguent. Une zone antérieure constituée par deux vertèbres chez l'animal actuel et caractérisée par des vertèbres légèrement plus courtes et plus larges que celles de la région dorsale (Fig. 10 c, d). Les supports costaux sont simples (non doubles) et aplatis dorso-ventralement, les lames dorsales reliant les zygapophyses aux processus transverses sont plus développées que sur les vertèbres dorsales et le centrum est dépourvu d'hémapophyses.

Une deuxième région (région caudale proprement dite) est caractérisée par la présence d'hémapophyses fusionnées à la surface ventrale du centrum. Les processus transverses sont toujours présents, bien qu'en grande mesure réduits à une petite lame latérale. La morphologie de la neurépine, des

zygapophyses et l'allongement vertébral sont fonction de la position occupée par la vertèbre sur l'axe vertébral.

Discussion.-

La présence de vertèbres opisthocoeles et d'une sortie intravertébrale au niveau de l'atlas du deuxième nerf spinal, constituant, entre autres, des synapomorphies qui différencient les Salamandridés des autres familles d'Urodèles.

Parmi les genres actuels et fossiles, seuls Salamandra, ChioGLOSSa, Megalotriton et Mertensiella, possèdent des vertèbres avec un arc neural aplati dorso-ventralement et une neurépine basse et dépourvue d'ossification dermique dorsale (Sanchiz et Mlynarski, 1979a).

ChioGLOSSa et Mertensiella, possèdent des vertèbres plus allongées et plus étroites que celles des fossiles et le condyle est mieux individualisé du centrum par une constriction postcondylaire que chez Salamandra (Estes et Hoffstetter, 1976; Sanchiz et Mlynarski, 1979a et Estes, 1981) qui n'existe pas dans notre matériel ni chez Salamandra. En plus, chez Mertensiella la surface ventrale de l'atlas est plus large et la surface dorsale du prootique ne possède pas de crêtes développées (Ozeti, 1967).

Megalotriton, connu à l'Eocène supérieur en France, à l'Eocène supérieur en Suisse et probablement dans l'Eocène supérieur de l'Île de Wight en Angleterre (Estes, 1981), diffère de notre matériel par sa plus grande taille, par l'orientation transverse de ses processus costaux et par la présence d'une neurépine simple sur l'atlas (Estes, 1981).

La morphologie du prootique-exoccipital et celle des vertèbres correspondent bien à celle que l'on trouve dans les exemplaires consultés appartenant au genre Salamandra.

S. sansaniensis diffère de nos fossiles par ses vertèbres plus robustes, plus courtes et plus larges, avec des insertions musculaires bien

marquées et un pariétal et un squamosal se rejoignant dans la partie antérieure du prootique (Estes et Hoffstetter, 1976), tandis que dans nos fossiles tout comme dans les espèces actuelles ces deux os montrent des impressions bien séparées l'une de l'autre sur le prootique.

Parmi les espèces actuelles, c'est S. salamandra qui présente un ensemble de caractères correspondant à celui de notre matériel fossile. S. atra en diffère, au moins, par ses foramens subcentraux non prolongés par un sillon (Estes et Hoffstetter, 1976) et des crêtes ventrales légèrement plus développées (Sanchiz et Mlynarski, 1979a).

En France, le genre Salamandra, mis à part S. sansaniensis, a été mentionné dans plusieurs gisements du Pléistocène (Rage, 1972; Clot et al., 1976a, 1976b et Rage, 1977a), mais la détermination n'a jamais été poussée au niveau spécifique. Il s'agit donc, de la première citation de l'espèce S. salamandra dans des gisements français.

Actuellement, S. salamandra présente une distribution assez vaste: dans l'ouest, le centre et le sud de l'Europe, dans le nord-ouest de l'Afrique et dans certaines régions de l'Asie du sud-ouest (Arnold et Burton, 1978). Elle est presque toujours terrestre, bien que cantonnée dans les zones humides et boisées.

Genre Chelotriton Pomel, 1853

Chelotriton pliocenicus Bailon, 1989

- 1989, Chelotriton pliocenicus, Bailon, p. 9-11, fig. 1

Matériel et localités.-

- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: seul l'holotype est connu, une vertèbre dorsale (USTL).

L'espèce a été déjà décrite (Bailon, 1989), je reprends ici cette description.

Description.-

La vertèbre (Fig. 11) est opisthocoele. Elle possède une neurépine haute, coiffée par une plaque dermique dorsale à relief tuberculaire; la plaque dorsale est effilée antérieurement et forme une encoche postérieure dans laquelle devait s'engager l'avant de la plaque de la vertèbre suivante. Les zygapophyses sont ovales et étirées transversalement; un foramen apparaît dorsalement derrière chaque surface articulaire des prézygapophyses en position médiale. La crête postérieure des prézygapophyses se prolonge postéro-ventralement par une lame qui rejoint le processus costal ventral.

En vue antérieure, la partie antérieure de l'arc neural est plate, avec, de chaque côté, une expansion latérale en surplomb qui constitue un véritable zygosphène (sens Hoffstetter et Gasc, 1969). En vue postérieure, un profond zygantrum est bien visible.

Chaque processus costal est double et ses deux parties divergent; les parties dorsale et ventrale sont réunies sur toute leur longueur par une lame osseuse. En vue latérale, le bord antérieur de la neurépine montre une encoche située à sa base où se loge la partie centrale du zygantrum de la vertèbre précédente; un foramen latéral s'ouvre derrière chaque prézygapophyse.

En vue ventrale, le centrum possède une carène ventrale basse et large, interrompue dans sa portion centrale où se loge, de chaque côté, un foramen subcentral qui s'ouvre dans un sillon dirigé postéro-latéralement.

Discussion.-

La taille de la vertèbre, le relief tuberculaire de la plaque dermique, la connexion de la crête prézygapophysaire avec le processus

costal et l'absence d'encoche profonde derrière ce processus, nous permettent d'attribuer cette vertèbre au genre Chelotriton et de le différencier du genre asiatique actuel Tylostotriton, aussi connu en Europe (Allemagne) à l'Eocène moyen (Estes, 1981).

Jusqu'à présent, le genre Chelotriton, était connu en Europe (Allemagne, France et Espagne) de l'Eocène moyen au Miocène supérieur (Estes, 1981, 1982) et dans le Miocène ou le Pliocène de Grèce ("Chelotriton, similaire ou identique aux actuels Tylostotriton"; Sanchiz, 1989).

L'articulation du type zygosphène-zygantrum, n'a jamais été signalée chez les espèces connues de Chelotriton. Elle a été citée chez un seul Urodèle, l'actuelle Salamandrina terdigitata (Sanchiz, 1988). Il s'agit, sans doute, d'un caractère spécifique du fossile de Balaruc II. Une structure de ce type, empêche une rotation excessive de la colonne vertébrale pendant la marche. Chez les formes actuelles, elle est associée à un mode de vie terrestre, ce qui confirme les suppositions déjà établies par Estes (1981) sur l'activité terrestre de Chelotriton.

Genre Triturus Rafinesque, 1815

Le genre Triturus est divisé en trois sous-genres par Bolkay (1928): Palaeotriton, avec les espèces T. vulgaris, T. helveticus, T. boscai, T. italicus, T. vittatus et T. montandoni; Mesotriton avec l'espèce T. alpestris et Neotriton avec les espèces T. cristatus et T. marmoratus (l'espèce type du genre Triturus est T. cristatus, le sous-genre qui inclue cette espèce doit porter nécessairement le nom Triturus et non Neotriton). Le genre comprend actuellement une douzaine d'espèces qui peuplent la région paléartique occidentale (Thorn, 1968). Le genre, considéré comme

monophylétique par Wake et Ozeti (1969), est caractérisé, entre autres particularités, par: la fusion des deux prémaxillaires et d'un maxillaire court; arc fronto-squamosal absent, partiellement ou entièrement développé; nasaux non en contact entre eux; operculum cartilagineux; poumons bien développés; langue ovale et libre sur les côtés; deuxième basibranchial absent mais pas l'épibranchial; premier basibranchial et premier cératobranchial ossifiés; deuxième cératobranchial cartilagineux et cératohyal partiellement ossifié (Thorn, 1968; Wake et Ozeti, 1969). Les vertèbres sont opisthocoeles, avec un condyle arrondi et différencié du centrum, les crêtes ventrales manquent, les processus transverses sont bien différenciés, mais réunis par une lame osseuse sur presque toute leur longueur, l'arc neural est bombé et la neurépine est généralement haute et bien développée (Gonzalez et Sanchiz, 1986).

Le genre, semble être présent depuis l'Eocène inférieur de Doornal en Belgique (cf. Triturus, Hecht et Hoffstetter, 1962; Godinot et al., 1978).

Triturus cristatus (Laurenti, 1768)

Matériel et localité.-

- La Combe Grenal, Pléistocène moyen/supérieur, Corrèze, France. Deux vertèbres dorsales.

Description et discussion.-

Les vertèbres sont opisthocoeles, de petite taille (environ 4mm de longueur) et relativement allongées (Fig. 12). L'arc neural est modérément bombé dans sa portion postérieure et il est surmonté par une neurépine très réduite et basse, surtout dans sa moitié postérieure où elle est pratiquement absente. Les crêtes dorso-latérales, tout comme les crêtes

ventrales qui réunissent le centrum aux processus transverses ventraux, bien que présentes, ne sont que faiblement développées. Les processus transverses, dirigés postéro-latéralement, sont cylindriques et réunis dans toute leur longueur par une lame osseuse. Les surfaces d'articulation des zygapophyses sont ovales et étirées longitudinalement. Ventralement, les foramens subcentraux sont larges et en nombre variable.

Parmi les formes actuelles, des vertèbres avec une neurépine longue et basse sont présentes chez Salamandra, ChioGLOSSa, Mertensiella et, dans le genre Triturus, chez T. cristatus seulement (Estes et Hoffstetter, 1976 et Sanchiz et Mlynarski, 1979a). Salamandra, ChioGLOSSa et Mertensiella, ont des arcs neuraux aplatis dorso-ventralement (Sanchiz et Mlynarski, 1979a). En plus, chez Salamandra la vertèbre est légèrement plus large, les foramens subcentraux sont petits et les crêtes qui relient le centrum aux processus transverses inférieurs sont à peine ébauchées ou absentes. Chez ChioGLOSSa et Mertensiella, les vertèbres sont plus minces et allongées et le condyle est séparé du centrum par une constriction précondylaire bien marquée (Estes et Hoffstetter, 1976 ; Sanchiz et Mlynarski, 1979a).

Seul T. cristatus présente donc un ensemble de caractères semblable à celui de notre matériel. Cette espèce est connue à l'état fossile dans le Pliocène supérieur de Pologne (Sanchiz et Mlynarski, 1979a), le Pliocène supérieur et le Pléistocène inférieur de Tchécoslovaquie (Hodrova, 1984 et 1985; Rocek, 1988), dans le Pléistocène supérieur d'Allemagne (Böhme, 1979) et le Pléistocène (Mindel I/Mindel II) de Pologne (Sanchiz et Szyndlar, 1984).

Actuellement T. cristatus est présent de la France à l'Oural, en Angleterre, en Ecosse, en Scandinavie jusqu'à la latitude 65° Nord, en Russie vers le nord jusqu'au lac Onega et en général jusqu'à la latitude 60° Nord. Cette espèce est rare dans la moitié sud de la France (Thorn, 1968). Il s'agit d'un triton de moeurs plutôt aquatiques, se rencontrant parfois

toute l'année dans l'eau, bien que dans certaines régions il vive sur la terre en dehors de la période de reproduction. Il préfère les eaux calmes à végétation abondante. Sur la terre, on le trouve près des étangs, dans les zones boisées, caché sous les pierres ou les troncs d'arbres.

Triturus marmoratus (Latreille, 1800)

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: 16 vertèbres troncales dont neuf en connexion et un humérus (USTL et UCBL).
- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: deux vertèbres troncales (USTL).
- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: une vertèbre troncale (USTL).
- Montoussé 5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France: un atlas et six vertèbres troncales (CLOT).
- Montoussé 3, Pléistocène moyen, Hautes-Pyrénées, France: deux vertèbres troncales (CLOT).

Description et discussion.-

L'atlas, seulement présent dans le gisement de Montoussé 5, est une vertèbre courte, robuste et dépourvue d'apophyses transverses. La moitié postérieure manquant, sa morphologie reste inconnue. La moitié antérieure, présente une neurépine basse et modérément robuste; latéralement, l'arc neural est limité, de chaque côté, par une crête latérale de développement semblable à celui de la neurépine.

En vue latérale, les foramens pour le premier et le deuxième nerf spinal sont bien développés, le premier se situe juste derrière le cotyle

d'articulation avec le neurocrane et le deuxième se situe à la base du cotyle postérieur. Une forte crête oblique et dirigée dorsalement, limite postérieurement le premier foramen spinal.

Parmi les différentes espèces du genre Triturus consultées, seuls les grands exemplaires de T. marmoratus présentent un développement semblable de la neurépine et des crêtes latérales de l'arc neural.

Les vertèbres troncales (Fig. 13), présentent les caractères morphologiques du genre Triturus: vertèbres opisthocoeles relativement aplaties dorso-ventralement et pourvues d'une neurépine différenciée (ce caractère sépare le genre Triturus des genres Salamandra et Pleurodeles (Vergnaud-Grazzini, 1970; Estes et Hoffstetter, 1976)), condyle arrondi et bien démarqué du centrum, absence de crêtes ventrales, lame entre le centrum et le processus transverse ventral développée, branches du processus transverse réunies par une lame osseuse dans une grande partie de leur longueur (Gonzalez et Sanchiz, 1986).

La morphologie de la neurépine, longue, mince, de hauteur modérée et dépourvue d'ossification dermique dorsale est caractéristique des espèces T. marmoratus et T. cristatus; toutefois, cette dernière espèce possède des vertèbres plus aplaties dont les arcs neuraux présentent généralement des insertions musculaires bombées de chaque côté du bord postérieur (Estes et Hoffstetter, 1976), lequel est plus court que chez T. marmoratus, et la neurépine est plus basse que chez cette dernière espèce.

Un humérus trouvé, comme l'atlas à Montoussé 5, est attribué à cette espèce. L'os présente la morphologie générale décrite pour le genre Salamandra, néanmoins, et comme cela est le cas pour le genre Triturus, la diaphyse est plus mince et plus svelte et la crête ventrale moins robuste que chez Salamandra. En vue latérale, le bord de la crête ventrale s'incurve moins ventralement que chez Salamandra. Cet humérus est attribué à T. marmoratus, le seul triton du gisement.

Actuellement, l'espèce n'est présente que dans la péninsule ibérique ainsi que dans le sud et l'ouest de la France (Arnold et Burton, 1978). T. marmoratus est connu à l'état fossile au moins depuis le Miocène inférieur en France et en Allemagne (Estes, 1981); la distribution géographique était plus large que celle de l'actuelle. Il s'agit d'un triton de moeurs plutôt terrestres ne se trouvant généralement dans l'eau que pendant la période de reproduction et occupant une grande variété de biotopes; il se rencontre même dans des zones relativement sèches de bois de pins du sud de la péninsule ibérique (Arnold et Burton, 1978; Andrada, 1980).

Triturus cf. T. marmoratus

Matériel et localité.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: un neurocrâne presque complet (UCBL).

Description et discussion.-

Pratiquement tous les os qui composent la boîte crânienne sont présents; seuls manquent ceux qui en constituent la cloison antérieure.

Le neurocrâne (Fig. 14) se caractérise par la présence d'un arc fronto-squamosal modérément développé et robuste. Les lignes de suture entre les différents os, bien que généralement présentes, apparaissent difficilement. La fenêtre ovale occupe une position postéro-ventrale et n'est donc pas visible en vue dorsale.

L'arc fronto-squamosal, bien que situé sur les flancs de chacun des frontaux, occupe une position assez dorsale. La surface dorsale des frontaux est plate. Chaque pariétal montre sur sa moitié postérieure, une crête dorsale modérément développée et dirigée postérieurement. Chaque

crête atteint le foramen magnum et ne rejoint pas sa symétrique. Postéro-latéralement, les pariétaux cachent le prootique, lequel n'apparaît donc pas en vue dorsale. Les limites postérieures des pariétaux constituent une crête relativement développée. Dorsalement, l'impression du squamosal est bien visible sur les extrémités latérales de l'ensemble prootique-exoccipital. Une forte encoche postéro-médiale constitue la portion dorsale du foramen magnum.

En vue ventrale, les fenêtres ovales occupent une position postéro-latérale. Le parasphénoïde, bien que cassé dans sa moitié antérieure, porte des crêtes longitudinales. Postérieurement, l'os est limité par une forte crête transversale. Les processus exoccipitaux sont bien développés et dirigés latéralement.

En vue latérale, le foramen oculo-moteur et le foramen orbito-nasal sont séparés l'un de l'autre, le deuxième est antérieur et plus développé.

Parmi les différents Salamandridés observés, les genres Salamandra, Mertensiella et ChioGLOSSA (Ozeti, 1967), tout comme l'espèce T. cristatus, n'ont pas d'arc fronto-squamosal. Chez Pleurodeles et Tylostotriton, chez qui l'arc fronto-squamosal est présent, la fenêtre ovale occupe une position postérieure non ventrale (Herre, 1935). Euproctus montre de fortes crêtes interpariétales et un processus postéro-latéral long et chez Salamandrina, les pariétaux sont plus larges et plus courts que dans notre matériel.

Par contre, c'est Triturus (T. cristatus exclu) qui présente un ensemble de caractères proche de celui de notre fossile: principalement présence d'un arc fronto-squamosal et fenêtre ovale orientée ventralement.

Parmi les différentes espèces de Triturus observées, la taille du neurocrâne, tout comme sa morphologie générale, rapprochent plus notre fossile de T. marmoratus et de l'hybride de cette espèce avec T. cristatus, T. blasii, que d'aucune autre espèce. Néanmoins, T. marmoratus et T. blasii

montrent un arc fronto-squamosal légèrement plus petit et leur processus exoccipital se dirige postéro-latéralement et non latéralement comme cela est le cas pour le fossile de Sète.

Conclusions.-

Les Salamandridés sont représentés dans les différents gisements étudiés par au moins quatre espèces différentes: une espèce fossile (Chelotriton pliogenicus) et trois espèces correspondant à des formes actuelles (Salamandra salamandra, Triturus cristatus et T. marmoratus).

La présence d'un représentant du genre Chelotriton dans le Pliocène supérieur du Sud-Est de la France, renforce l'hypothèse suivant laquelle cette région a servi de refuge pendant le Pliocène. Le genre est connu en Europe centrale et occidentale de l'Eocène supérieur au Miocène supérieur (Estes, 1981), tandis qu'en Europe orientale il semble être présent aussi dans le Miocène ou le Pliocène (Sanchiz, 1989). Ch. pliogenicus serait, très vraisemblablement, issu des formes miocènes; il aurait survécu aux différents changements climatiques en se réfugiant dans le Sud-Est de la France. Avec l'actuel S. terdigitata, Ch. pliogenicus est le seul urodèle qui possède une articulation vertébrale du type zygosphène-zygantrum.

D'autre part, sont signalés pour la première fois, dans des gisements français, des restes fossiles attribués aux espèces S. salamandra et T. cristatus; la première est connue au moins depuis le Pléistocène inférieur de Montoussé 5 et la deuxième depuis le Pléistocène moyen/supérieur de la Combe Grenal. Pour cette deuxième espèce, sa présence dans le gisement de la Combe Grenal correspond, approximativement, à la limite ouest de son aire de répartition actuelle (Arnold et Burton, 1978, Ballasina, 1984), tandis que pour Matz et Weber (1983) T. cristatus serait absent de cette région considérée. Néanmoins, sa présence dans ce gisement correspond à la mention la plus méridionale de l'espèce.

Par contre, T. marmoratus était déjà présent en France et en Espagne au moins depuis l'Oligocène terminal de Coderet en France (Estes, 1981) et le Miocène moyen de Escobosa de Calatanazor en Espagne (Sanchiz, 1977a).

Ordre Anura Rafinesque, 1815

Famille Discoglossidae Günther, 1858.

Introduction.-

Les Discoglossidae constituent une petite famille d'Anoures très primitive qu'on trouve actuellement dans les régions tempérées d'Europe, d'Afrique du Nord, dans l'est et l'ouest de l'U.R.S.S. et dans une partie des régions tempérées et intertropicales d'Asie (Israël, Turquie, Chine, Corée, Vietnam, Bornéo et Philippines), (Frost, 1985).

Du point de vue ostéologique la famille se caractérise principalement par les caractères suivants: (1) prémaxillaire, maxillaire et vomer munis de dents; (2) vertèbres présacrées opisthocoeles, au nombre de huit, plus rarement de neuf et avec des arcs neuraux de type imbriqué; (3) atlas non fusionné à la deuxième vertèbre et avec des cotyles juxtaposés; (4) vertèbre sacrée libre, avec des apophyses sacrées plus ou moins élargies et une articulation sacro-urostylaire de type bicondylaire (Alytes et Discoqlossus) ou monocondylaire (Bombina et Barbourula); (5) urostyle avec une paire de processus transverses antérieurs; (6) côtes présentes et articulées ou partiellement ankylosées aux apophyses transverses des 2e, 3e et 4e vertèbres chez l'adulte; (7) ceinture pectorale arcifère; (8) scapula en partie cartilagineuse, courte, trapue et couverte antérieurement par la clavicule; (9) humérus avec un condyle plus ou moins déplacé vers l'extérieur et une fosse cubitale réduite et (10) complexe sternal triradié (Friant, 1960; Griffiths, 1963; Lynch, 1973).

Actuellement la famille est représentée par quatre genres, dont trois sont présents en Europe: Bombina et Discoqlossus de moeurs aquatiques et Alytes qui est typiquement terrestre même dans la période de reproduction. L'autre genre, Barbourula, n'est connu qu'aux Philippines et à Bornéo.

Les distances immunologiques existant entre les trois genres européens conduisent Lanza et al., (1975 et 1976) à créer deux familles: les Discoglossidés avec le genre Discoglossus et les Bombinidés avec les genres Bombina et Alytes, le genre Barbourula n'étant pas inclu dans cette étude. Dubois, (1984), considère que cette divergence concerne principalement les caractères biochimiques et que les différences morphologiques entre ces deux groupes ne sont pas assez importantes pour justifier la division en deux familles. En attendant une révision des Discoglossidés, qui devrait inclure aussi les formes fossiles, Dubois (1984) propose de subdiviser les Discoglossidés en deux sous-familles: la sous-famille Discoglossinae, avec un seul genre, Discoglossus et la sous-famille Bombinatorinae avec les genres Alytes, Bombina et Barbourula.

Le plus ancien représentant attribué aux Discoglossidés (Eodiscoglossus oxionensis) provient du Jurassique moyen (Bathonien) d'Angleterre (Evans et al., 1990).

Genre Latonia Meyer, 1843.

Latonia sp.

Matériel et localité.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: une vertèbre présacrée et un fragment d'arc neural (UCBL).

Description et discussion.-

La vertèbre (Fig. 15, B) est opisthocoèle et de taille relativement grande si on la compare avec les anoures européens actuels (longueur de l'arc neural= 6mm; longueur du centrum= 3,9mm; largeur entre les prézygapophyses= 6,5mm).

L'arc neural est long et muni d'une neurépine à peine ébauchée et prolongée en une pointe postérieure qui dépasse légèrement la limite postérieure des postzygapophyses. Le centrum est étroit et pourvu d'un condyle et d'un cotyle petits et circulaires, le condyle étant séparé du centrum par une petite colerette osseuse. Les parois latérales de l'arc neural sont minces et les processus transverses, partiellement cassés, sont cylindriques, légèrement aplatis dorso-ventralement et dirigés vers l'arrière.

Cet ensemble de caractères correspond bien à celui que présentent les Discoglossidés et plus exactement le genre actuel Discoglossus et le fossile Latonia, parfois considéré comme un groupe d'espèces appartenant au genre Discoglossus. Néanmoins, la taille de la vertèbre, nettement plus grande que celle de Discoglossus, permet d'attribuer ce fossile à Latonia, lequel diffère essentiellement de Discoglossus par sa plus grande taille. La rareté du matériel, une seule vertèbre complète, empêche toute tentative d'attribution spécifique. Cependant, il faut noter la grande ressemblance de la vertèbre de Sète avec une partie de celles attribuées à L. seyfriedi (= Rana gigantea) du Miocène (MN 6) de Sansan, France, par Sanchiz et Mlynarski (1979b).

Latonia, parfois inclu dans une famille à part entière, les Latonidae (Spinar, 1978 et 1983), est connu du Miocène basal jusqu'à la limite Plio-Pléistocène d'Europe et probablement dans le Miocène moyen d'Afrique (Sanchiz et Alcover, 1984).

Genre Discoglossus Otth, 1837.

Les discoglosses constituent un groupe d'espèces de taille moyenne (5 à 7cm à l'état adulte) et dont la morphologie ressemble un peu à celle des

grenouilles. Ils se distinguent principalement de ces dernières par la papille en forme de coeur ou de triangle, mais jamais horizontale comme cela est le cas des grenouilles, leur tympan à peine visible, leur tête plus aplatie et leur peau plus granuleuse. Il s'agit d'animaux de moeurs aquatiques qui se trouvent toujours à proximité ou dans des eaux calmes ou courantes, parfois même saumâtres, dans presque tous les milieux aquatiques de l'étage méditerranéen.

Au moins cinq espèces sont actuellement reconnues: D. galganoi qui occupe les régions occidentale, méridionale et centrale de la péninsule ibérique (Capula et al., 1985); D. pictus que l'on trouve en Sicile, dans les îles maltaises et le nord-ouest de l'Afrique (Lanza et al., 1986), les populations isolées habitant le sud de la France et le nord-est de l'Espagne sont considérées comme le résultat de l'acclimatation de discoglosses qui pourraient avoir été importés d'Algérie, pourtant ils appartiennent à D. pictus (Nascetti et al., 1986); D. sardus qui occupe les îles Hyères, l'archipel Toscan, la Sardaigne et la Corse (Capula et al., 1985); D. montalentii endémique de la Corse (Lanza et al., 1984) et D. nigriventer, très probablement déjà éteinte, qui vit (ou vivait) le long de la côte orientale du lac Hule, près de la frontière syrio-israélienne. Une des sous-espèces de D. galganoi, D. g. jeanneae est considérée comme une espèce (D. jeanneae) par Busack (1986a), tout comme la sous-espèce africaine D. pictus scovazzi, considérée elle aussi comme une espèce (D. scovazzi, Busack in Sanchiz et Alcover, 1984). Du point de vue ostéologique, aucune différence notable n'a encore été établie entre ces différentes espèces qui ont été séparées sur des bases biochimiques seulement.

Le genre pourrait être présent en Europe depuis l'Eocène inférieur du Geiseltal en Allemagne de l'Est (Vergnaud-Grazzini, 1970), tandis que Sanchiz (1983) considère que le plus ancien représentant de DiscoGLOSSUS

provient de l'Eocène moyen, encore en Allemagne. Au Miocène, le genre est mentionné dans le Miocène inférieur de Sardaigne (Sanchiz et Sanz, 1980) et du Bassin de Mayence en Allemagne (Zittel, in Vergnaud-Grazzini et Wenz, 1975). Cet ensemble de citations réclame une vérification, les noms Discoqlossus et Discoglossidé, d'une part, et Discoqlossus, Latonia d'autre part, ont été le plus souvent confondus, il n'est pas possible de savoir avec certitude si, dans les citations, il s'agit d'un Discoqlossus, d'un Discoglossidé, ou d'un représentant de Latonia.

Pendant le Pliocène, Discoqlossus est cité dans le Pliocène (MN 14 ou MN 15) de Teruel, Espagne (Discoqlossus cf. D. pictus; Sanchiz, 1977a), le Pliocène supérieur des îles Baléares et de Sardaigne (Sanchiz, 1983) et à la limite Plio-Pléistocène des îles Baléares (Discoqlossus de taille grande, Sanchiz et Alcover, 1984; Discoqlossus n. sp., Sanchiz, 1984). Au Pléistocène, le genre est signalé dans le Pléistocène inférieur de Minorque (Sanchiz, 1984), (la présence de Discoqlossus dans le Plio-Pléistocène des îles Baléares, bien que probable, reste à confirmer; il pourrait s'agir du matériel postérieurement attribué à Baleaphryne, donc plus tard à Alytes); le Pléistocène moyen des Abîmes de la Fage en France (Discoqlossus sp., Rage, 1972a), d'Arganda (D. pictus, Sanchiz et Sanz, 1980) et de Grenade (D. pictus ou D. galganoi, Bailon, 1986), tous les deux en Espagne, et le Pléistocène supérieur de Sicile (D. aff. pictus, Kotsakis, 1977), de Corse (Discoqlossus sp., Gasc, 1961) et de Yougoslavie (Discoqlossus sp., Paunovic, 1984). D. pictus est aussi signalé dans un gisement du Pléistocène supérieur d'Asturies en Espagne, mais il semble être présent dans des couches superficielles et donc d'âge plus récent (Sanchiz, 1980).

D'autres mentions pléistocènes, d'âge non déterminé ou non indiqué, sont: D. aff. pictus à Malte (Sanchiz, 1984) et Discoqlossus sp. en Sardaigne (Sanchiz, 1979), Crète (Kotsakis, 1981; 1982a et 1982b), tandis

qu'à l'Holocène nous avons DiscoGLOSSUS sp. en Corse (Vigne, 1985) et D. sardus en Sardaigne (Sanchiz, 1979).

En Afrique, le genre est signalé dans le Miocène moyen de Beni Mellal, Maroc (DiscoGLOSSUS sp., Vergnaud-Grazzini, 1966), mais Sanchiz et Alcover (1984) rapportent le matériel à Latonia, dans le Pléistocène moyen de Doukkala II, Maroc (D. pictus scovazzi, Salem Ould Sabar, 1987), le Pléistocène d'Algérie (Ginsbourg et al., 1968) et dans l'Holocène ancien du Maroc (Schneider, 1975), tandis qu'en Asie DiscoGLOSSUS sp. est mentionné dans le Pléistocène d'Israel (Haas, 1966). L'humérus attribué à D. cf. pictus dans les niveaux les plus récents (probablement Holocènes) du gisement de la Brette 2, en France (Cantet et al., 1978), est attribué ici à un représentant du genre Alytes.

DiscoGLOSSUS sp.

Matériel et localités.-

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: une vertèbre présacrée, un ilion droit et un fragment de tibio-fibula (USTL).
- Galera 2, Pliocène supérieur (MN 16), Grenade, Espagne: deux fragments d'ilions (DPUG).
- Loma Quemada, Pléistocène inférieur, Grenade, Espagne: deux fragments d'humérus (DPUG).
- Venta Micena, Pléistocène inférieur, Grenade, Espagne: un fragment de vertèbre sacrée (DPUG).
- Solana del Zamborino, Pléistocène supérieur, Grenade, Espagne: un fragment d'ilion et un humérus (PCA).
- Caune de l'Arago, probablement Holocène, Pyrénées Orientales, France: un fragment d'ilion (IPH).

Description et discussion.-

(A) Vertèbre dorsale.-

La vertèbre est opisthocoèle. L'arc neural, long, est décalé postérieurement par rapport au centrum vertébral. La neurépine, bien que basse, est bien visible et prolongée en une pointe postérieure bien développée. Le centrum est réduit et muni d'un condyle et d'un cotyle petits et aplatis dorso-ventralement (ce dernier caractère semble indiquer qu'il s'agit d'un individu jeune). Les parois latérales de l'arc neural sont longues et minces; les zygapophyses sont faiblement inclinées vers le haut et la surface articulaire des prézygapophyses, plus ou moins rectangulaire, est plus développée que celle des postzygapophyses qui est ovale. Les apophyses transverses sont minces, cylindriques et dirigées latéralement. La morphologie des apophyses transverses nous indique qu'il s'agit d'une cinquième ou sixième vertèbre.

Des vertèbres opisthocoèles existent chez les Discoglossidae, les Rhinophrynidae et les Pipidae (Griffiths, 1960; Lynch, 1973), mais la distribution géographique des deux dernières familles (essentiellement américaine chez les Rhinophrynidae et sud-américaine et africaine chez les Pipidae), tout comme la morphologie générale des vertèbres, nettement différente de celle du fossile, permettent d'attribuer ce matériel aux Discoglossidés.

Parmi les Discoglossidés actuels, seul DiscoGLOSSUS montre des vertèbres présacrées avec une pointe postérieure développée. Chez Alytes, cette pointe est plus réduite et seulement présente sur les vertèbres dorsales antérieures, la neurépine est presque inexistante et les vertèbres sont, en général, plus larges que chez DiscoGLOSSUS. Chez Bombina, il n'y a ni neurépine ni pointe postérieure, l'arc neural est plat, très étendu (Rage, 1974a) et antérieurement muni d'une surface articulaire du type

pseudozygosphène (Sanchiz, 1988). La vertèbre de Medas diffère de celle de Latonia par sa taille, beaucoup plus réduite.

(B) Vertèbre sacrée.-

La vertèbre sacrée provenant du gisement de Venta Micena est très détériorée. Cependant, nous pouvons observer qu'il s'agit d'une vertèbre munie d'un condyle antérieur et de deux condyles postérieures pour l'articulation avec l'urostyle. Ce type de vertèbres se trouve, en Europe, chez les Discoglossidés et les Ranidés, mais chez ces derniers, les branches latérales de la neurépine sont plus fortement développées et plus antérieures, tandis que dans le fossile, tout comme chez DiscoGLOSSUS, elles sont plus basses et reléguées dans la partie postérieure de l'arc neural.

(C) Ilion (Fig. 15, A).-

Seul l'ilion provenant du gisement des îles Medas est complet; la description est donc basée sur cet élément, les autres étant très détériorés.

L'os montre une "pars cylindriiformis" (= branche antérieure, sensu Rage, 1974a) légèrement courbe et surmontée par une crête dorsale longue, modérément haute et inclinée du côté médial. Cette crête dorsale se prolonge postérieurement en une tubérosité supérieure faiblement globuleuse et allongée antéro-postérieurement. La "pars ascendens" (= pointe ischiatique) constitue une pointe postéro-dorsale longue et la "pars descendens" est réduite et peu visible en vue latérale. Une fosse supracétabulaire peu profonde est présente. En vue postérieure, l'os présente un tubercule et un sillon interiliaque bien développés.

La présence d'une crête dorsale inclinée médialement, postérieurement prolongée en une tubérosité supérieure faiblement globuleuse, d'une "pars

ascendens" constituant une longue pointe postérieure et d'un tubercule et d'un sillon interiliaque bien développés, constituent un ensemble de caractères qui différencie aisément le genre DiscoGLOSSUS des autres Anoures actuellement présents en Europe (Rage, 1974; Bailon, 1986).

(D) Humérus.-

Les humérus sont assez fragmentés et seule leur portion distale subsiste. Le condyle est légèrement déplacé du côté externe; la fosse cubitale est très réduite; l'épicondyle radial est surmonté par une crête radiale bien développée, incurvée ventralement et qui constitue une dépression entre son bord externe et la diaphyse. L'épicondyle ulnaire semble être bien développé et surmonté dans tous les cas d'une crête mésiale (caractère des individus mâles).

En raison de leur état, assez incomplet, l'attribution de ces humérus à DiscoGLOSSUS reste toujours douteuse. Néanmoins, chez Alytes, Bombina et Pelobates, le condyle est nettement plus déplacé du côté radial et la crête radiale est absente ou très réduite. Chez Rana, le condyle se situe sur la prolongation de l'axe diaphysaire et la crête radiale est aussi plus réduite, tout comme chez Bufo, lequel possède un condyle déplacé vers l'extérieur. La morphologie de la crête radiale est donc l'élément principal qui permet l'attribution de ces humérus à DiscoGLOSSUS.

(E) Tibio-fibula.-

Un seul fragment de tibio-fibula provenant des îles Medas se rapporte à ce genre. Bien que la morphologie de cet élément osseux reste assez homogène parmi les différents groupes d'Anoures, l'allongement et la minceur de sa portion centrale correspondent bien à ceux de DiscoGLOSSUS.

L'âge de EodiscoGLOSSUS (Jurassique moyen; Evans et al., 1990) et Wealdenbatrachus (Crétacé inférieur; Fey, 1988), ainsi que la taille,

nettement plus grande de Latonia, permettent de différencier ces trois genres fossiles de notre matériel.

En l'état actuel, la différenciation des espèces modernes attribuées à Discoglossus en fonction de leur ostéologie est impossible. Les distinctions interspécifiques se fondent sur la morphologie externe et principalement sur des critères biochimiques. Ainsi, la plupart des attributions spécifiques des Discoglossus fossiles ont été réalisées avant la création des différentes espèces (auparavant le genre n'était connu que par deux espèces: D. pictus et D. nigrivinter) ou bien basées sur de critères géographiques. Cependant, nous pouvons constater qu'au moins l'ilion des îles Medas, semble différer de D. pictus et de D. galqanoi par l'aile dorsale plus haute, la tubérosité supérieure qui semble être moins développée et plus verticale, et la "pars descendens" plus réduite. Ces deux derniers caractères rapprochent le fossile des îles Medas de celui attribué à D. sardus par Sanchiz (1979). D. montalentii et D. nigrivinter n'ont pas pu être comparés.

Genre Bombina Oken, 1816.

Le matériel provenant du Pléistocène de la Roche Cotard et attribué à Bombina sp. par Rage (1983-1984) a été réétudié. Il s'avère que l'ilion et l'humérus attribués à ce genre appartiennent au genre Pelodytes.

Le genre est connu dans le Miocène inférieur d'Allemagne (Bombina sp.; Sanchiz et Schliech, 1986), le Miocène moyen de Pologne (Bombina sp.; Sanchiz in Mlynarski et al., 1982), le Pliocène supérieur de Tchécoslovaquie (B. cf. bombina et B. cf. variegata; Hodrova, 1981), d'Italie (Bombina sp.; Vergnaud-Grazzini, 1970) et de Pologne (B. bombina; Sanchiz et Mlynarski, 1979b), dans le Pléistocène inférieur de

Tchécoslovaquie (Bombina; Hodrova, 1985) et dans le Pléistocène moyen de Pologne (B. bombina; Sanchiz et Szyndlar, 1984) et de France (Bombina sp.; Bailon et al., 1988).

Dans l'ensemble des gisements étudiés, aucun élément osseux n'est attribué à ce genre.

Genre Alytes Wagler, 1829.

Alytes obstetricans Wagler, 1768

- 1978, Discoglossus sp., Cantet et al., p. 356, fig. 9.

Matériel et localités.-

- Grotte du Noisetier, Pléistocène supérieur (Moustérien), Hautes-Pyrénées, France: un fragment d'ilion (Coll. Clot).
- La Brette-2, très probablement Holocène, Hautes-Pyrénées, France: un humérus (Coll. Clot).
- La Rippe, Holocène, Yonne, France: un humérus (UAOA).
- Arthez d'Asson, Gouffre PH3, probablement Holocène, Pyrénées-Atlantiques: un radius-ulna (Coll. Clot).

Description et discussion.-

(A) Ilion (Fig. 15, D).-

L'os présente une branche antérieure assez droite et dépourvue d'aile dorsale. La tubérosité supérieure, bien développée et située dans sa plus grande partie sur la cavité acétabulaire, montre un profil latéral plus ou moins rectangulaire. Postérieurement, la "pars ascendens" est très longue et la "pars descendens" est réduite. L'angle formé par la limite ventrale de la branche antérieure et la limite antérieure de la "pars descendens"

dépasse 90°. Il n'y a ni fosse préacétabulaire, ni fosse supracétabulaire. En vue postérieure, l'os présente un tubercule et un sillon interiliaque modérément développés.

Des ilions dépourvus d'aile dorsale, mais munis de tubérosité supérieure sont présents chez Alytes et Bufo. Cependant, Bufo a une "pars ascendens" très courte qui le différencie du fossile et d'Alytes.

(B) Humérus (Fig. 15, C).-

Il s'agit d'un os à diaphyse fortement incurvée, modérément robuste et portant sur son extrémité distale un condyle sphérique nettement déplacé vers l'extérieur. En plus de la crête ventrale, la diaphyse porte, du côté médial, une crête paraventrals bien développée. L'épicondyle ulnaire est robuste et court; l'épicondyle radial, très réduit, se plaque sur le condyle et la fosse cubitale est peu profonde.

Des humérus avec une diaphyse fortement incurvée, robuste et avec un condyle nettement déplacé du côté externe, caractérisent les représentants continentaux d'Alytes (A. obstetricans et A. cisternasii), ainsi que Pelobates et Bufo calamita, tous les quatre de mœurs fouisseuses. Néanmoins, chez Pelobates, le condyle et, surtout, l'épicondyle ulnaire sont nettement moins développés, tout comme la crête paraventrals et la fosse cubitale s'ouvre complètement du côté externe. Chez B. calamita, la crête paraventrals manque ou n'est qu'ébauchée et l'épicondyle ulnaire, bien que robuste, est plus long que chez Alytes.

(C) Radius-ulna.-

L'os, unique, résulte de la fusion des deux os de l'avant-bras (radius et ulna). La détermination de cet os, à morphologie générale assez homogène parmi la plupart des anoures actuels, est délicate. Néanmoins, les mœurs fouisseurs des représentants continentaux du genre Alytes (A. obstetricans

et A. cisternasii), confèrent une morphologie assez caractéristique à cet élément osseux. En effet, cet os se différencie de celui qui appartient aux autres anoures européens par sa morphologie proportionnellement plus courte et plus élargie distalement. Le col ("colum antibrancii", sensu Bolkay, 1919) est étroit et long; la crête radiale manque et la fosse radiale est à peine ébauchée.

Parmi les différentes espèces d'Alytes, l'ilion constitue un élément osseux assez constant dans sa morphologie et ne permet pas une différenciation spécifique précise. C'est la morphologie de l'humérus et du radius-ulna, caractéristique d'une activité fouisseuse, qui différencie le fossile des espèces insulaires A. (=Baleaphryne) muletensis et A. (=Baleaphryne) talaioticus, lesquelles possèdent des humérus et des radius-ulnas plus élancés et à diaphyses plus droites (Sanchiz et Alcover, 1977 et 1982; Sanchiz, 1984).

D'autre part, l'âge et la localisation des gisements (Pléistocène supérieur et Holocène de France), permettent d'attribuer ces fossiles à A. obstetricans, la seule espèce actuellement présente dans la région.

Le genre Alytes est connu depuis la limite Plio-Pléistocène de Majorque dans les îles Baléares (Alytes sp.; Sanchiz, 1983; Baleaphryne (=Alytes sp.; Alcover et al., 1984). Dans le Pléistocène moyen d'Aridos 1 (aff. Alytes; Sanchiz et Sanz, 1980), de Atapuerca (A. obstetricans; Sanchiz, 1977a, 1983 et 1987), le Pléistocène supérieur de Grenade (cf. Alytes; Bailon, 1986), d'Asturies (A. obstetricans; Sanchiz, 1977a); dans le Pléistocène supérieur et l'Holocène de Majorque (A. (=Baleaphryne) muletensis; Alcover et al., 1984; Vigne et Alcover, 1985) et dans l'Holocène de Catalogne, Espagne (cf. Alytes et A. obstetricans; Felix, 1985) et de Minorque (A. talaioticus; Sanchiz et Alcover, 1982; Alcover et al., 1984), dans les îles Baléares. Alytes grandis du Pliocène d'Allemagne (Brunner, 1957) est attribué à Rana temporaria par Sanchiz et Schleich

(1986), tandis que l'ilion attribué à Alytes sp. dans le gisement du Pléistocène de la Roche Cotard (Rage, 1983-1984) s'accorde plutôt avec ceux du genre Pelodytes.

Actuellement, le genre Alytes constitue un groupe restreint de petits anoures dont la taille ne dépasse pas 5cm de longueur; trois espèces le représentent: A. obstetricans présent dans le centre et le sud de l'Europe occidentale (péninsule ibérique, France, Belgique, l'ouest des Pays-Bas, d'Allemagne et de la Suisse), A. cisternasii que l'on trouve au Portugal et dans le sud-ouest de l'Espagne et A. (=Baleaphryne) muletensis avec une distribution limitée à l'île de Majorque (Arnold et Burton, 1978; Matz et Weber, 1983; Alcover, 1984).

Conclusions générales

La famille des Discoglossidés est représentée dans les différents gisements étudiés dans ce travail par: Latonia sp. dans le Pliocène moyen (MN 15) de Sète, en France; Discoglossus sp. dans le Pliocène supérieur (MN 16) des îles Medas et de Galera-2 en Espagne, dans le Pléistocène inférieur de Loma Quemada et de Venta Micena et le Pléistocène supérieur de Solana del Zamborino, tous les trois en Espagne; Alytes obstetricans dans le Pléistocène supérieur (grotte du Noisetier) et l'Holocène de la Rippe, Arthez d'Asson et de la Brette-2 en France. Aucun élément osseux appartenant à Bombina n'a été reconnu.

Latonia est pour la première fois cité dans le Pliocène français, tandis que pendant le Miocène il y était abondamment représenté (Hossini, com. pers.). Sanchiz (1989), considère le genre Latonia comme un bon fossile guide du Néogène Européen qui ne dépasse pas la limite Plio-Pléistocène. Bien que morphologiquement très semblable de celle de l'actuel Discoglossus, la seule vertèbre attribuée à Latonia diffère du genre actuel par sa taille, nettement plus grande.

Le genre Discoglossus, dont les citations Pliocènes réclament une vérification, est présent en Europe sans doute à partir du Pliocène (Sanchiz, 1977a; Bailon, ce travail). Au Pléistocène, le genre semble présenter une distribution plus vaste que l'actuelle, en allant vers le nord, jusqu'au centre de la France et en Yougoslavie. D'autre part, il faut noter la grande abondance du genre, en proportion avec le nombre, assez réduit, des éléments osseux attribués aux amphibiens, dans les gisements du Pléistocène du Sud de l'Espagne. Malheureusement, la grande homogénéité morphologique que présentent les différents éléments osseux des différentes espèces reconnues à partir des analyses biochimiques, empêche toute tentative de différenciation spécifique à l'intérieur du genre.

Le matériel attribué à Alytes, montre une morphologie typique des espèces fouisseuses appartenant à ce genre (A. obstetricans et A. cisternasii à os des membres courts et robustes) et diffère nettement des formes insulaires (A. muletensis et A. talaianicus) lesquelles ont des membres plus élancés et moins robustes. L'attribution du matériel à A. obstetricans, n'est fondée que sur des critères géographiques, A. obstetricans étant la seule espèce actuellement présente dans les régions considérées.

Famille Pelobatidae Bonaparte, 1850

Introduction.-

Les Pelobatidés constituent un groupe d'anoures qui présentent une combinaison de caractères primitifs et d'autres plus évolués, qui leur vaut d'être considérés, parmi les anoures, comme une famille intermédiaire et difficile à classer. Actuellement, ils sont présents en Europe, en Afrique (extrême nord-ouest), en Amérique du Nord (sud-ouest du Canada et une grande partie des Etats-Unis, jusqu'au sud du Mexique), dans l'Asie de l'ouest, du sud-est (jusqu'aux îles de Sumatra, Borneo et Philippines) et en Chine (Frost, 1985).

Du point de vue ostéologique, la famille présente, entre autres, les caractères suivants: (1) nasal, maxillaire, squamosal et fronto-pariétal parfois munis d'ornementation dermique; (2) prémaxillaire, maxillaire et vomer dentés; (3) sphénethmoïde avec des ailes latérales développées; (4) vertèbres présacrées au nombre de huit, avec un arc neural long et de type imbriqué, centrum généralement procoele, avec un disque intervertébral parfois libre chez les adultes des Pelobatinés ou bien avec la présence d'une chorde dorsale persistente (Megophryinés) (= vertèbre anomocoele, sensu Nicholls, 1916); (5) absence de côtes chez les adultes et les subadultes; (6) vertèbre sacrée fusionnée ou non à l'urostyle, avec, dans ce dernier cas, une articulation sacro-urostylaire du type monocondylaire, et des apophyses sacrées largement dilatées; (7) atlas non fusionné à la deuxième vertèbre et avec des cotyles juxtaposés; (8) ceinture pectorale arcifère; (9) appareil sternal généralement bien ossifié; (10) scapula non couverte antérieurement par la clavicule et (11) os du tarse libres (Griffiths, 1963; Spinar, 1972; Lynch, 1973).

Classiquement, la famille a été divisée en deux sous-familles: les Megophryinés, avec environ six genres qu'on trouve dans l'Asie du sud-est,

et les Pelobatinés, présents en Europe, Afrique du nord-ouest et Asie de l'ouest (Pelobates) et en Amérique du Nord (Scaphiopus). Une autre sous-famille, les Pelodytinés, a été parfois incluse parmi les Pelobatidés; actuellement, le status familial des Pelodytinés, semble être accepté par la totalité des herpétologistes.

Rocek (1980a), redéfinit la famille des Pelobatidae, laquelle serait caractérisée essentiellement par la présence pendant le développement embryonnaire du fronto-pariétal de deux centres d'ossification (frontal et pariétal), plus un troisième centre, impair et postérieur, qui couvre le "tectum synoticum". Ainsi, chez l'adulte, la suture sagittale existant entre les fronto-pariétaux n'atteint jamais la marge postérieure de l'os. Ce caractère ne serait présent que chez Pelobates et les formes fossiles européennes attribuées à Eopelobates, et excluerait les fossiles Macropelobates osborni, les formes américaines et asiatiques attribuées à Eopelobates, ainsi que les formes jusqu'alors assignées aux Megophryinés et aux Scaphiopodinés, cette dernière sous-famille étant élevée au rang de famille: les Scaphiopodidés (Rocek, 1980a). Cependant, Dubois (1984) considère que la création de plusieurs familles ne serait envisageable qu'après des travaux comparatifs plus approfondis sur ce groupe d'anoures, et propose un arrangement provisoire de la famille des Pelobatidae en quatre sous-familles: Megophryinae et Leptobrachiinae qui correspondraient aux Megophryinés classiques, et Pelobatinae (= Pelobatidae, sensu Rocek, 1980a) et Scaphiopodinae (= Scaphiopodidae, sensu Rocek, 1980a) qui correspondraient aux Pelobatinés classiques. Dans mon travail, j'adopte cette division provisoire proposée par Dubois (1984).

Les plus anciens représentants de la famille des Pelobatidés s.l. proviennent du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord (Eopelobates sp.; Estes, 1970) et probablement d'Asie (Eopelobates leptocolaptus; Borsuk-Bialynicka, 1978 et considéré comme un Discoglossidé appartenant au genre

Gobiates par Spinar et Tatarinov, 1986). (Nota: le genre Eopelobates est considéré par Estes (1970) comme un genre très proche des Megophryinés classiques, tandis que Spinar (1972) le considère à l'intérieur d'une sous-famille à part entière, les Eopelobatinés; Rocek (1980a), considère les Eopelobates américains et asiatiques comme étant des formes proches des Scaphiopodidés (sensu Rocek, 1980a) et les Eopelobates européens comme de formes appartenant à la famille des Pelobatidae (sensu Rocek, 1980a). En Europe, la famille semble être représentée au moins depuis l'Eocène moyen d'Allemagne (Eopelobates hinschei; Estes, 1970). Le genre Miopelobates, connu dans le Miocène européen, est considéré comme un synonyme de Latonia (Discoglossidés) par Spinar (1976) et Sanchiz et Mlynarski (1979b).

Sous-famille Pelobatinae Bonaparte, 1850.

Genre Pelobates Wagler, 1830.

Le genre Pelobates constitue un groupe d'anoures à membres courts, au crâne massif, aux pupilles verticales et qui portent sur chaque pied postérieur un tubercule métatarsal proéminent. Il s'agit d'animaux essentiellement nocturnes, qui habitent en général dans les régions à sol sablonneux où ils se cachent le jour dans des terriers profonds qu'ils creusent à l'aide de leurs tubercules métatarsaux.

En Europe, ils sont actuellement représentés par trois espèces: P. cultripes qui habite la péninsule ibérique, l'ouest et le sud de la France; P. fuscus que l'on trouve dans l'ouest de l'Europe occidentale, en Europe centrale et de l'est et en Asie occidentale; P. syriacus, présent en Asie du sud-ouest et en Europe (Roumanie, sud de la Yougoslavie, Bulgarie et nord de la Grèce). Les Pelobates non européens sont: P. varaldii, présent

dans l'extrême nord-ouest de l'Afrique et P. transcaucasicus que l'on trouve en Asie de l'ouest.

Du point de vue ostéologique, Pelobates se différencie des autres anoures actuellement présents en Europe par les caractères suivants: (1) présence d'ossification dermique sur la surface externe du nasal, du squamosal, du maxillaire et du fronto-pariétal; (2) fronto-pariétaux fusionnés en un seul os chez les adultes; (3) prémaxillaire, maxillaire et vomer portant de dents; (4) sphénethmoïde avec un processus antérieur et, surtout avec des processus latéraux développés; (5) squamosal avec une lame osseuse plus ou moins large; (6) articulation fronto-squamosale plus ou moins développée et parfois absente; (7) vertèbres généralement procœles, avec un arc neural long, de type imbriqué, une pointe postérieure longue et un condyle et un cotyle petits et circulaires; (8) atlas avec une articulation occipitale du type II (sensu Lynch, 1971); (9) vertèbre sacrée avec des apophyses sacrées très élargies et fusionnée ou non à l'urostyle; (10) articulation sacro-urostylienne, en l'absence de fusion, de type monocondylienne; (11) urostyle dépourvu de crête dorsale; (12) scapula plus longue que large, avec une apophyse glénoïde modérément détachée de l'os et une surface articulaire destinée à l'humérus constituée par la cavité glénoïde, la face latérale de l'apophyse glénoïde et le bord postérieur de l'apophyse acromiale; (13) ilion dépourvu d'aile dorsale, de tubérosité supérieure, de fosses supra- et préacétabulaire et de tubercule interiliaque, "pars ascendens" courte et, en vue médiale, surface d'articulation avec l'autre ilion bien développée; (14) membres à morphologie de type fouisseur, avec un humérus à diaphyse courbée, robuste et munie d'une crête paraventrals; condyle déplacé du côté latéral et fosse cubitale ouverte du côté latéral et (15) présence d'un tubercule métatarsal ossifié dans le pied postérieur.

Le genre est signalé en Europe depuis le Miocène inférieur (MN 0) d'Allemagne (Sanchiz, 1983), tandis qu'une forme très proche de Pelobates est aussi mentionnée dans l'Oligocène inférieur de Belgique (Hecht et Hoffstetter, 1962). La morphologie des éléments crâniens, tout comme celle des vertèbres, la plus grande longueur des tibio-fibulas, tout comme l'absence de tubercule métatarsal et de surface d'articulation interiliaque développée et striée, différencient aisément le genre Eopelobates s.l., présent en Europe depuis l'Eocène moyen jusqu'au Pliocène supérieur (Estes, 1970; Sanchiz et Mlynarski, 1979b et Hodrova, 1981), de Pelobates.

En dehors des espèces actuelles, une espèce de Pelobates (P. decheni) n'est connue qu'à l'état fossile (Miocène inférieur d'Allemagne; Böhme et al., 1982). Elle diffère de P. fuscus et de P. cultripes, les seules espèces représentées dans les gisements étudiés dans ce travail, par les caractères suivants: ornementation et pont fronto-squamosal plus développés que chez P. fuscus, le quadrato-jugal est plus robuste et muni d'ornementation dermique et d'une limite carré-quadratojugal, les radius-ulna sont distalement séparés et le pont fronto-squamosal est plus réduit que chez P. cultripes.

Pelobates fuscus Laurenti, 1768

et

Pelobates cultripes Cuvier, 1829.

Dans ce chapitre, ces deux espèces (P. fuscus et P. cultripes) sont traitées ensemble. Dans un premier temps, une description générale de chacun des éléments osseux trouvés est donnée pour le genre Pelobates, puis les différences morphologiques existant entre ces deux espèces, ainsi que les différences avec les autres espèces du genre qui ont pu être comparées, sont signalées. Des études ostéologiques plus ou moins approfondies

concernant différentes espèces de Pelobates ont été réalisées par: Basoglu et Zaloglu (1964); Estes (1970); Spinar (1976); Sanchiz et Sanz (1980) et Rocek (1980a) entre autres.

Matériel et localités.-

Pelobates fuscus:

- La Combe Grenal, Pléistocène supérieur (Riss III-Würm II), Dordogne, France: neuf prémaxillaires; vingt fragments de maxillaires; dix nasaux; sept fronto-pariétaux; sept squamosaux; douze sphénethmoïdes; dix prootique-exoccipitaux; treize parasphénoïdes; six atlas; une cinquantaine de vertèbres présacrées; onze vertèbres sacrées fusionnées à l'urostyle; dix-neuf scapulas; huit coracoïdes; 33 humérus; 14 radio-ulna; 32 ilions; 17 fémurs; 34 fragments de tibio-fibulas; 11 tibiales et sept fibulaires.

Pelobates cultripes:

- Font-Juvenal, Néolithique ancien/Néolithique récent, Aude, France: un fronto-pariétal; deux squamosaux; deux scapulas; deux radio-ulnas; un humérus; deux ilions; quatre fémurs et une tibio-fibula (CASR).

- Châteauneuf-du-Rhône: La Roberte, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: trois prémaxillaires; une cinquantaine de maxillaires; douze nasaux; 30 fronto-pariétaux; 29 squamosaux; 30 sphénethmoïdes; 24 prootique-exoccipitaux; six parasphénoïdes; 8 ptérygoïdes; 3 quadrato-jugaux; 6 atlas; 69 vertèbres présacrées; 26 vertèbres sacrées, dont deux fusionnées à l'urostyle; 16 urostyles; 35 scapulas; 12 coracoïdes; 2 clavicules; 61 humérus; 35 radio-ulnas; 72 ilions; 60 fémurs; 58 tibio-fibulas; 26 tibiales et 18 fibulaires (CAPV).

Description et discussion.-

(1) Prémaxillaire (Fig. 18, A).-

L'os, denté, est dépourvu d'ossification dermique. En vue labiale, la "pars dentalis" constitue une surface élargie horizontalement, légèrement

convexe et surmontée par une excroissance dorsale (= "pars facialis"), légèrement incurvée postéro-latéralement. Chez P. fuscus, la base postéro-latérale de la "pars facialis" se prolonge, généralement, en une petite crête latérale qui s'étend sur la face dorsale de la "pars dentalis" et disparaît au niveau de la jonction prémaxillo-maxillaire. Entre cette crête latérale et le bord postéro-médial de la "pars facialis", une dépression (= "recessus marsupiatum", sensu Bolkey, 1919) suit la surface dorsale de la "pars dentalis". La présence d'une crête latérale et d'un "recessus marsupiatum" distingue P. fuscus de P. cultripes, P. syriacus et de P. varaldii (Rocek, 1980a). Dans le matériel fossile provenant de la Combe-Grenal et attribué à P. fuscus, le développement de la crête latérale, et comme conséquence celui du "recessus marsupiatum", montre une grande variabilité, la crête latérale étant parfois absente.

En vue linguale, la "pars facialis" est convexe et présente une forte dépression basale; la lame horizontale est bien développée et prolongée antérieurement par la "pars palatina"; le sillon dentaire, chez P. cultripes, atteint antérieurement la symphyse interprémaxillaire (tout comme chez P. syriacus et P. varaldii; Rocek, 1980a), tandis que chez P. fuscus ce sillon s'incurve ventralement laissant une surface édentée entre lui et la symphyse interprémaxillaire.

En vue dorsale, la lame horizontale, modérément étroite, montre une largeur constante dans toute sa longueur et l'angle formé par la limite médiale de la "pars palatina" et la lame horizontale, dépasse largement 90°.

Le prémaxillaire de P. cultripes se distingue de celui de P. varaldii par sa "pars palatina" plus large en vue labiale et dorsale, tandis que chez P. syriacus, le prémaxillaire montre une morphologie semblable à celui de P. cultripes.

(2) Maxillaire (Fig. 16, C; 18, B).-

L'os est allongé, muni de dents et avec une surface labiale pourvue d'ossifications dermiques. Chez P. cultripes, l'ornementation dermique est dense, à tubercules bien différenciés dans presque la totalité de la surface de l'os et plus ou moins anastomosés en petites carènes osseuses dans les régions les plus périphériques. Chez P. fuscus, cette ornementation est nettement moins dense, à tubercules généralement fusionnés entre eux constituant des carènes osseuses plus ou moins longues. Chez cette dernière espèce, les régions antérieure, postérieure et ventrale de l'os sont dépourvues d'ornementation, tandis que chez P. cultripes, seule la région la plus antérieure et une étroite ligne ventrale en sont dépourvues.

Le processus palatin (sensu Rocek, 1980a) est bien développé et dépasse largement la limite dorsale de l'os. Le processus frontal et, surtout, le processus zygomatico-maxillaire sont plus développés chez P. cultripes que chez P. fuscus, avec comme conséquence chez cette dernière espèce, une marge orbitaire moins prononcée que chez P. cultripes où elle est large et nettement concave.

En vue linguale, la lame horizontale est plus ou moins droite et convexe en vue dorsale; le processus ptérygoïde est bien développé et la surface dentaire n'atteint pas toute la longueur de l'os. Postéro-ventralement, la rangée dentaire s'arrête juste après le processus ptérygoïde et le reste de l'os constitue une portion édentée (= processus postérieur) généralement plus courte et mince chez P. fuscus que chez P. cultripes.

(3) Nasal (Fig. 16, F; 18, C).-

Il s'agit d'un os à surface dorsale légèrement convexe et muni d'ornementation dermique. Chez P. cultripes, cette ornementation est dense,

avec un grand nombre de tubercules généralement isolés ou parfois plus ou moins anastomosés en carènes courtes sur l'extrémité des processus antérieur et latéral de l'os, tandis que chez P. fuscus, les tubercules sont moins nombreux et plus fréquemment anastomosés en carènes, surtout sur les processus antérieur et latéral.

La marge médiale de l'os est convexe, surtout chez P. fuscus, où le contact médial entre les deux nasaux est réduit et antérieur dans un crâne non dissocié, tandis que chez P. cultripes, la marge médiale, moins convexe et irrégulière, montre un contact médial entre les nasaux plus long que chez P. fuscus. D'autre part, chez cette dernière espèce, le processus antérieur montre une largeur plus ou moins uniforme dans toute sa longueur et ne constitue pas une pointe antérieure comme cela est le cas pour les autres espèces de Pelobates (P. cultripes, P. syriacus et P. varaldii; Basaglu et Zaloglu, 1964; Sanchiz et Sanz, 1980; Rocek, 1980a); l'encoche de la "fenestra exonaria" est profonde et constitue un angle proche de 90° chez P. cultripes, cette encoche est moins profonde et la marge orbitaire est plus convexe et plus développée que chez P. fuscus.

A l'exception de P. fuscus, la morphologie du nasal est assez semblable chez les différentes espèces de Pelobates: P. cultripes, P. syriacus et P. varaldii. Néanmoins, P. cultripes diffère, au moins, de l'ensemble des sous-espèces de P. syriacus (P. s. syriacus, P. s. balcanicus et P. s. boettgeri) par la présence d'une ornementation plus dense et un bord médial plus irrégulier et de P. varaldii, où l'ornementation dermique est semblable, par son bord médial, plus irrégulier et par son processus parachoanal plus développé.

(4) Fronto-pariétal (Fig. 16, A; 18, E).-

Chez Pelobates, les fronto-pariétaux sont fusionnés chez l'adulte et constituent un os unique, avec une surface dorsale modérément convexe et

munie d'ornementation dermique. Chez P. cultripes, l'ornementation dermique est très dense, essentiellement du type tuberculaire, et le processus squamosal (= "processus lateralis superior", sensu Rocek, 1980a) est large et avec un bord latéral droit. Chez P. fuscus, cette ornementation est moins dense, avec des tubercules plus ou moins isolés et le plus souvent fusionnés en carènes; le processus squamosal se réduit à une pointe émoussée. Comme conséquence du plus grand développement du processus squamosal chez P. cultripes, le bord orbitaire, dans cette espèce, est plus convexe que chez P. fuscus. En vue postérieure, l'os est plus haut et plus convexe chez P. fuscus et les foramens de l'artère occipitale apparaissent bien en vue dorsale; ces foramens se situent sur la face médiale du processus paraoccipital, tandis que chez P. cultripes, ils ne sont généralement pas visibles en vue dorsale et se situent entre les processus paraoccipital et le processus postérieur; ce dernier est large et peu proéminent chez cette dernière espèce et en pointe bien développée chez P. fuscus.

Chez les autres espèces de Pelobates, le développement du processus squamosal est intermédiaire entre P. fuscus et P. cultripes (Rocek, 1980a).

D'autre part, les empreintes endocrâniennes du fronto-pariétal peuvent constituer un caractère supplémentaire de différenciation parmi les différentes espèces de Pelobates (Spinar, 1976). Ainsi, celles que présentent les fossiles de la Combe-Grenal, avec une forme en ogive et une extrémité antérieure en pointe bien délimitée, caractérisent P. fuscus. Tandis que celles que présentent les fossiles de la Roberte, avec l'extrémité antérieure plus ou moins large, diffuse et ne constituant pas une pointe antérieure nette, caractérisent l'actuel P. cultripes.

(5) Squamosal (Fig. 16, B; 18, D).-

Chez Pelobates, l'os présente une lame alaire (= "lamella alaris") bien développée et avec une surface externe ornée. Le développement de la lame alaire, tout comme la morphologie et la densité de l'ornementation dermique, sont différents selon l'espèce considérée. Ainsi, P. cultripes est l'espèce qui présente un développement maximal de la lame alaire, avec un bord postérieur large et arrondi, un processus fronto-pariétal (= processus dorsale, sensu Rocek, 1980a) très large, constituant une zone de contact avec le fronto-pariétal très développée, et une ornementation dermique du type tuberculaire très dense. Par contre, chez P. fuscus, la lame alaire, est la moins développée de toutes les espèces de Pelobates; le processus postérieur et, surtout, le processus fronto-pariétal sont nettement moins développés et l'ornementation dermique est plus ou moins réduite avec des tubercules isolés et le plus souvent constituée par des carènes.

Chez P. syriacus, P. varaldii et P. transcaucasicus, le développement de la lame alaire, du processus postérieur et du processus fronto-pariétal, tout comme le type d'ornementation dermique sont intermédiaires entre ceux de P. cultripes et P. fuscus (Basoglu et Zaloglu, 1964; Estes, 1970; Sanchiz et Sanz, 1980; Rocek, 1980a; Sanchiz, 1984).

(6) Sphénethmoïde (Fig. 16, D; 18, F).-

Le genre se caractérise essentiellement par la présence d'un sphénethmoïde long, fortement aplati dorso-ventralement, avec des processus latéraux développés, une échancrure de la chambre postérieure profonde et des chambres antérieures largement plafonnées par les nasaux (Estes, 1970; Rocek, 1980a).

Chez P. fuscus, l'os montre un processus antérieur long, élargi antérieurement et bien ossifié, tandis que chez P. cultripes, P. syriacus

et, surtout, chez P. varaldii, le processus antérieur est plus court et non élargi antérieurement (Estes, 1970). En plus, chez P. fuscus, l'emargination existant entre le processus antérieur et le processus latéral est plus profonde et le processus capsulaire, toujours présent, se fusionne généralement au processus antérieur. Chez P. cultripes, P. syriacus et P. varaldii, le processus capsulaire est absent.

La face dorsale de l'os montre d'une façon constante chez P. fuscus, une petite surface triangulaire avec ossification dermique, qui constitue la partie de l'os non couverte par les nasaux et le fronto-pariétal. Chez P. cultripes, et moins souvent chez P. syriacus, une ornementation dermique peut être aussi présente, mais elle est plus petite et irrégulière et forme des tubercules, généralement absents chez P. fuscus.

P. cultripes diffère de P. syriacus, et surtout de P. varaldii, par son sphénethmoïde plus long.

(7) Prootique-exoccipital (= prootique-occipital, sensu Rocek, 1980a) (Fig. 17, A; 18, G).-

Le prootique et l'exoccipital correspondant à chaque côté du crâne, sont fusionnés et dépourvus d'ossification dermique.

En vue dorsale, la zone de contact du fronto-pariétal occupe la moitié médiale de l'os, avec un prolongement postéro-latéral en V qui correspond à l'impression du processus paraoccipital du fronto-pariétal, tandis que latéralement, le prootique montre l'impression du squamosal. Rocek (1980a), considère que la morphologie et la direction des crêtes existant sur la surface de la "proeminentia ducti semicircularis paraoccipital" et le processus paraoccipital, peuvent constituer un caractère de différenciation entre les espèces P. cultripes et P. fuscus. Les comparaisons faites entre le matériel provenant de la Combe-Grenal et celui de la Roberte, et avec notre matériel de comparaison, montrent que ces différences sont minimes ou

inexistantes; seul la largeur de l'impression du processus paraoccipital sur le prootique peut constituer un éventuel caractère distinctif; P. cultripes montre une impression du processus paraoccipital plus large à sa base que chez P. fuscus.

En vue ventrale, l'impression de la branche latérale correspondante du parasphénoïde est généralement bien limitée antérieurement et postérieurement chez P. cultripes, tandis que chez P. fuscus, la limite postérieure de cette impression reste plus ou moins diffuse. L'union entre le prootique et l'exoccipital est parfois encore visible et, le plus souvent, signalée par une profonde encoche latérale chez P. cultripes; chez P. fuscus, ces deux os fusionnent presque toujours dans toute leur longueur.

En vue médiale, le foramen endolymphatique, petit, s'ouvre dorsalement par rapport au foramen acoustique, lequel est plus ou moins grand, simple ou divisé par un septum vertical. Le foramen périlymphatique supérieur (sensu Vergnaud-Grazzini et Hoffstetter, 1972) est généralement plus développé chez P. cultripes que chez P. fuscus. Antérieurement, le foramen prootique (= passage du nerf trijumeau) est ouvert et constitue une encoche plus profonde et plus basse chez P. fuscus que chez P. cultripes.

En vue antérieure, l'encoche du trijumeau se prolonge latéralement par un sillon généralement plus profond chez P. fuscus; le plus souvent, dans cette dernière espèce, l'os recouvre ce sillon (tendance à la formation d'un canal) dans sa partie distale.

Chez P. varaldii, l'impression du processus paraoccipital tout comme l'encoche du trijumeau sont semblables à ceux de P. cultripes, mais l'impression du squamosal est plus réduite, tandis que chez P. syriacus balcanicus, le prootique et l'exoccipital sont faiblement fusionnés entre eux, l'encoche du trijumeau est large et ouverte du côté ventral et les impressions du fronto-pariétal et du squamosal sont faiblement marquées.

(8) Parasphénoïde.-

L'os montre la morphologie typique en T inversé de la plupart des anoures. Chez P. cultripes, la branche antérieure est plus étroite et les branches latérales ont des extrémités latérales plus élargies et plus plates que chez P. fuscus. D'autre part, le processus postérieur est généralement plus développé et plus en pointe chez P. cultripes.

(9) Ptérygoïde (Fig. 17: D, E).-

Chez Pelobates, le ptérygoïde se différencie de celui du reste des anoures européens par la présence d'une dilatation alaire (= "dilatio alaris", sensu Rocek, 1980a) bien développée qui relie la branche maxillaire à la branche postérieure de l'os.

Le ptérygoïde n'est présent que dans le gisement de la Roberte où il représente l'espèce P. cultripes.

En vue ventrale, à la base de la branche interne de l'os, il existe dans presque la totalité des exemplaires fossiles et actuels étudiés, deux ou trois tubercules osseux, parfois réunis en une carène, et à partir desquels se développe un sillon postérieur qui atteint la marge tympanique. Chez les exemplaires actuels de plus grande taille appartenant à cette espèce, la dilatation alaire peut être très robuste, constituée par deux lames osseuses plus ou moins fusionnées et portant deux ou trois forams à la base de la branche maxillaire.

En vue dorsale, le processus latéral (sensu Rocek, 1980a) constitue une lame osseuse qui ne dépasse pas la limite du bord tympanique. Ce processus latéral se continue médialement par une crête qui recouvre l'orifice d'entrée d'une partie du palato-carré (Rocek, 1980a), puis elle suit la face dorsale du processus postérieur.

Chez P. fuscus, P. syriacus et P. varaldii la face ventrale manque de tubercules osseux et la dilatation alaire est généralement moins robuste et moins développée. En plus, chez P. fuscus, le processus latéral dépasse la limite du bord tympanique.

(10) Quadrato-jugal (Fig. 17, C).-

Il s'agit d'un os composé d'une portion postérieure courte et robuste (= "pars glenoidalis") qui constitue la zone d'articulation avec l'angulaire s.l., et bifurquée antérieurement; la branche médiale est modérément élargie et à contour rectangulaire, alors que la branche latérale, plus grêle et légèrement plus longue (= "pars jugularis", sensu Bolkay, 1919), constitue le jugal proprement dit (Rocek, 1980a). La "pars glenoidalis" et la branche médiale constituent le carré. Cet élément osseux n'est présent qu'à la Roberte où seul P. cultripes est reconnu.

La face médiale du carré est plate et reste, chez l'animal vivant, fortement plaquée contre la face dorsale de la branche postérieure du ptérygoïde. Sur la face latérale, une petite carène dirigée postéro-ventralement, délimite la zone d'insertion du carré avec le processus postéro-latéral du squamosal.

La "pars jugalis" montre sur sa face latérale une forte dépression qui occupe approximativement la moitié de sa longueur totale; elle correspond à l'insertion du processus postérieur du maxillaire.

En vue ventrale, la cavité glénoïde est bien limitée latéralement et médialement par deux crêtes, tandis qu'elle reste ouverte antérieurement.

Chez P. fuscus, la "pars glenoidalis" est plus développée et les portions médiale et jugale sont plus réduites; chez P. varaldii, la portion jugale est plus mince et nettement plus large que la portion médiale; chez P. syriacus balcanicus, la cavité glénoïde est plus large et la portion jugale plus longue, tandis que chez P. syriacus syriacus (Rocek, 1980a, p.

87; fig. 35b) au moins la portion jugale est moins développée que dans notre fossile et que chez l'actuel P. cultripes.

(11) Angulaire s.l.-

Cet élément osseux n'est présent que dans le gisement de la Roberte. Il s'agit d'un os allongé et en forme d'arc en vue dorsale.

En vue latérale, l'os est creusé par un sillon de Meckel qui se retrécit progressivement vers l'arrière où il devient de plus en plus profond, puis il devient dorsal sur le quart postérieur de l'os. Le processus coronoïde, vertical, est bas, à bord dorsal arrondi et robuste; il occupe le troisième quart de la longueur totale de l'os. La crête paracoronoïde est bien développée dans toute sa longueur. L'angulaire s.l., dans sa partie postérieure, porte sur sa face latérale une crête qui limite latéralement le canal de Meckel.

En vue dorsale, l'espace existant entre le processus coronoïde et la crête paracoronoïde est de largeur modérée est parfois creusé par un sillon plus ou moins profond. Le canal de Meckel est profond, bien limité latéralement et médialement et partiellement caché par la crête paracoronoïde.

En vue médiale, le processus coronoïde apparaît, le plus souvent, double, avec une portion antérieure (= processus coronoïde proprement dit), suivie par une encoche engendrée par la dilatation alaire du ptérygoïde puis par un petit processus postérieur, parfois absent.

Chez P. fuscus, le processus coronoïde est généralement plus petit et orienté médialement, tout comme chez P. syriacus balcanicus où l'expansion latérale de l'angulaire est moins haute que chez P. cultripes. P. varaldii a un processus coronoïde plus long et plus bas, plus ou moins réduit à une carène robuste.

(12) Vertèbres.-

(A) Atlas.-

L'atlas présente une relation intercotylaire du type II de Lynch (1971): cotyles occipitaux rapprochés ventralement mais non fusionnés. L'arc neural est long, dépourvu de neurépine et prolongé par une pointe postérieure longue. En vue ventrale, le centrum, court et assez élargi antérieurement, ne porte pas de carène hémale, et la surface articulaire des postzygapophyses est réduite et ovale. En vue postérieure, le condyle est réduit et légèrement aplati dorso-ventralement.

La morphologie générale de l'atlas est assez homogène parmi les différentes espèces de Pelobates. Seules les dimensions relatives des cotyles occipitaux peuvent constituer un éventuel critère de différenciation spécifique, au moins, en ce qui concerne les espèces P. cultripes et P. fuscus. Ainsi, chez P. fuscus, les cotyles occipitaux sont proportionnellement plus courts et plus larges que chez P. cultripes. D'autre part, P. syriacus balcanicus semble présenter une neurépine plus développée, tandis que chez P. varaldii, l'arc neural est plus élargi postérieurement que chez les deux espèces considérées, P. cultripes et P. fuscus.

(B) Vertèbre dorsales (Fig. 16, H).-

Chez Pelobates, les vertèbres sont procoeles, avec un arc neural généralement long, de type imbriqué; la neurépine est très basse, parfois absente, et prolongée en une pointe postérieure longue. Le centrum est étroit, plus ou moins long suivant la vertèbre considérée et le condyle et le cotyle sont petits et circulaires.

Compte-tenu de la morphologie générale de la vertèbre et, surtout, de celle des apophyses transverses, la position de celle-ci sur l'axe vertébral se détermine facilement.

- V2.- Vertèbre avec processus transverses aplatis dorso-ventralement, modérément élargis distalement et faiblement dirigés vers l'avant; arc neural court et fortement échancré antérieurement. Chez P. cultripes, les processus transverses sont généralement plus élargis distalement que chez P. fuscus.

- V3.- Vertèbre avec des processus transverses aplatis dorso-ventralement sur la moitié distale seulement et orientés ventralement. Un processus épineux (= "crista postero-basalis", sensu Bolkey, 1919) bien développé, se situe à mi-longueur de la face postéro-dorsale de chaque processus transverse. Aucune différence notable n'est observée entre P. cultripes et P. fuscus.

- V4.- Les processus transverses sont plus ou moins cylindriques, modérément incurvés dorsalement et généralement munis de petits expansions osseuses dorsales et ventrales à développement et morphologie variables suivant l'individu.

- V5 - V8.- Ces vertèbres se caractérisent par leurs processus transverses cylindriques, minces et dirigés vers l'avant. P. fuscus semble présenter, en vue postérieure, des arcs neuraux plus plats que P. cultripes.

(C) Vertèbre sacrée et urostyle (Fig. 16, I; 18, H).-

La vertèbre sacrée est procœle, avec des apophyses sacrées très étendues antérieurement et postérieurement et à limites latérales droites. Chez P. fuscus, la vertèbre sacrée est toujours fusionnée à l'urostyle (comme cela semble être le cas aussi chez P. syriacus), tandis que chez P.

cultripes et P. varaldii, la fusion de ces deux structures est assez rare comme le montre notre matériel fossile et de comparaison. Quand la fusion entre ces deux structures est présente chez P. cultripes, elle se produit essentiellement sur la face ventrale, tandis que sur la face dorsale, la limite entre la vertèbre sacrée et l'urostyle reste toujours visible. Chez P. fuscus, la fusion est dorsale et ventrale.

D'autre part, Chez P. fuscus, la neurépine, toujours présente, est mince, basse, bien délimitée latéralement et prolongée sur la face dorsale de l'urostyle. Chez P. cultripes, la neurépine, pas toujours présente, est plus large, plus diffuse et ne se prolonge pas sur l'urostyle. P. fuscus montre, en vue antérieure, une surface des apophyses sacrées plate ou, le plus souvent, convexe, avec des marges latérales dirigées vers le bas, tandis que chez P. cultripes, cette surface est le plus souvent concave, avec des marges latérales dirigées vers le haut.

L'urostyle n'a pas de crête dorsale et montre des expansions latérales en forme de lame, fusionnées antérieurement aux apophyses sacrées chez P. fuscus, et plus ou moins libres chez P. cultripes. L'articulation sacro-urostylaire est du type monocondyloire.

(13) Ceinture pectorale.-

(A) Scapula (Fig. 16, G; 18, J).-

Chez Pelobates, la scapula est nettement plus longue que large; l'apophyse glénoïde se détache faiblement du reste de l'os (le sinus interglénoïdale n'est donc pas visible en vue latérale); la surface articulaire destinée à l'humérus s'étend sur l'apophyse glénoïde et sur le bord postérieur de l'apophyse acromiale (Rage, 1974a) et le bord antérieur présente une crête antérieure plus ou moins développée.

La morphologie générale de cet os est très homogène parmi les différentes espèces de Pelobates et une distinction spécifique est, le plus

souvent, impossible. Cependant, nous pouvons signaler que chez P. fuscus, le bord ventral de l'apophyse acromiale est le plus souvent droit, tandis que chez P. cultripes, il a une tendance à être plus arrondi et la crête antérieure est, le plus souvent, moins développée.

(B) Clavicule.-

Cet élément osseux n'est présent qu'à la Roberte. L'os montre la forme en corne qui caractérise le genre. L'extrémité glénoïdale est faiblement développée et l'extrémité médiale, plus ou moins en pointe, reste libre chez l'animal vivant.

(14) Humérus (Fig. 16, K).-

Parmi les différents anoures européens, Pelobates se caractérise par la présence d'un humérus avec une diaphyse courbe, modérément robuste et munie des crêtes ventrale et paraventrals. Le condyle, sphérique et bien ossifié, est déplacé du côté radial par rapport à l'axe diaphysaire; la fosse cubitale est ouverte du côté radial; l'épicondyle ulnaire, modérément développé, atteint, distalement, la limite distale du condyle; l'épicondyle radial est réduit et surmonté par une petite crête radiale. Les caractères de dimorphisme sexuel présents dans les autres groupes d'anoures n'apparaissent pas.

P. fuscus montre des diaphyses légèrement moins robustes distalement que chez P. cultripes.

(15) Radius-ulna.-

Ils se caractérisent par la présence des caractères suivants: portion distale légèrement plus large que la proximale; col long et modérément rétréci; fosse radiale présente et profonde; crête radiale absente.

Chez P. fuscus, et en vue distale, le radius, plus ou moins circulaire, et l'ulna, ovale et aplati, sont le plus souvent fusionnés, tandis que chez P. cultripes, le radius et l'ulna sont aplatis et simplement accolés dans leur partie distale.

(16) Ceinture pelvienne: Ilion (Fig. 16, J; 18, I).-

Chez Pelobates, l'ilion n'a pas d'aile dorsale, de tubérosité supérieure, de fosse supracétabulaire et de fosse préacétabulaire. La "pars ascendens" est courte, la "pars descendens" modérément développée. Entre la branche antérieure (= "pars cylindriformis") et la "pars ascendens", une petite dépression dorsale est présente, et en vue médiale, la surface d'articulation interiliaque est striée et généralement bien développée.

Sanchiz et Szyndlar (1984), considèrent que P. fuscus se distingue des autres espèces de Pelobates par la présence d'une surface interiliaque munie d'une faible striation. Dans notre matériel fossile attribué à P. fuscus, ce caractère montre une grande variabilité. Ainsi, on trouve des ilions avec une surface d'articulation plus ou moins réduite et faiblement striée (caractère de P. fuscus, sensu Sanchiz et Szyndlar, 1984) et d'autres avec une surface développée et fortement striée comme on les trouve chez P. cultripes, tous les états intermédiaires sont aussi présents. Il s'agit, très certainement, d'un caractère lié à la taille et à l'âge de l'animal. D'autre part, la morphologie de la "pars descendens" peut aussi constituer un caractère distinctif, au moins entre P. syriacus et P. fuscus (Böhme, 1977; Hodrova, 1985): chez P. syriacus, la "pars descendens" montre une extrémité postéro-ventrale en pointe, tandis que chez P. fuscus, elle est plus ou moins arrondie. Chez P. cultripes, la morphologie de cette structure est intermédiaire entre ces deux espèces. Une limite dorsale de la "pars ascendens" droite, caractérise P. cultripes et P. syriacus (Böhme, 1977).

(17) Fémur (Fig. 16, E).-

Cet os est modérément robuste et sinueux; la crête fémorale est absente ou à peine ébauchée; la portion proximale est circulaire, alors que la portion distale est aplatie, ovale, et plus large que la proximale.

(18) Tibio-fibula.-

Il s'agit d'un os allongé et composé comme cela est le cas chez les anoures, par la fusion du tibia et du fibula. La portion centrale est modérément longue. En vue proximale, le tibia et la fibula sont ovales et constituent un angle inférieur à 180°, tandis qu'en vue distale, ils constituent un angle égal à 180°.

(19) Tibial-fibulaire.-

Il s'agit de deux os réunis par chacune de leurs extrémités par une jonction cartilagineuse chez l'animal vivant, et qu'on trouve séparés dans les gisements. Par rapport aux autres anoures européens, ces deux os sont plus courts et plus robustes. Le tibial présente une portion distale plus large que la proximale, tandis que le fibulaire a une portion distale et proximale de diamètres semblables.

Répartition stratigraphique et géographique de P. fuscus et P. cultripes fossiles.-

P. fuscus est connu dans le Pliocène supérieur de Tchécoslovaquie (P. cf. fuscus; Hodrova, 1981), de Pologne (P. cf. fuscus; Mlynarski, 1962 et 1977; P. fuscus, Sanchiz in Mlynarski et al., 1984) et dans le Pléistocène supérieur d'Allemagne (Mlynarski et al., 1978), de Pologne (Sanchiz et Szyndlar, 1984) et de Tchécoslovaquie (Nemec, 1972). La mention de l'espèce

dans le Miocène (Spinar, 1976) réclame une vérification et celle qui a été signalée dans le Pliocène inférieur de France (Bailon et al, 1988), correspond plutôt au Pliocène supérieur (Pelobates cf. P. fuscus, ce travail).

P. cultripes est connu dans le Pléistocène moyen d'Espagne (Sanchiz, 1977a; Sanchiz et Sanz, 1980) et l'Holocène de Catalogne, aussi en Espagne (Felix, 1985). Un autre pélobate, Pelobates praefuscus, est signalé dans le Pliocène de Moldavia en URSS (Sanchiz, com. per.).

Pelobates cf. P. fuscus.

Matériel et localité.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: quatre prémaxillaires; quatre fragments de maxillaires; trois fragments de squamosaux; deux angulaires s.l.; huit vertèbres dorsales; un fragment de vertèbre sacrée; trois humérus et cinq ilions (USTL), (Fig. 19).

Description et discussion.-

La morphologie générale des éléments osseux mentionnés ci-dessus, correspond bien à celle déjà décrite pour le genre Pelobates, c'est-à-dire: prémaxillaire denté, avec une lame horizontale modérément élargie en vue dorsale et formant un angle avec la "pars palatina" de plus de 90°; maxillaire et squamosal munis d'ornementation dermique; maxillaire avec un processus palatin développé; angulaire s.l. pourvu d'un processus coronoïde petit et robuste et d'une crête paracoronoïde développée dans toute sa longueur; vertèbres dorsales amphicoeles (= caractère des Pelobates subadultes), avec un arc neural long, neurépine réduite et prolongée en une pointe postérieure et cotyles petits et circulaires; vertèbre sacrée avec des apophyses sacrées élargies; humérus robustes, à diaphyse courbe portant

une crête ventrale et une crête paraventrals, condyle déplacé du côté externe et fosse cubitale ouverte du côté externe; ilions avec "pars ascendens" courte et une surface d'articulation interiliaque plus ou moins striée et dépourvus d'aile dorsale, de tubérosité supérieure et de fosses pré- et supracétabulaire.

Un seul prémaxillaire montre une ébauche de crête latérale et de "recessus marsupiatu", caractère qui le rapproche de P. fuscus (Roczek, 1980a), tandis que sur les autres, ces deux structures sont absentes (caractères qui les rapprochent de P. syriacus, P. cultripes et P. varaldii; Roczek, 1980a). La rangée dentaire semble atteindre, dans tous les cas, la symphyse interprémaxillaire, caractère qui les rapproche aussi des trois dernières espèces mentionnée ci-dessus. Parmi les maxillaires, un seul fragment présente une ornementation dermique modérément développée à base de carènes. Par ce caractère, le fossile se rapproche de P. fuscus et de P. syriacus, mais ces deux espèces possèdent une zone suborbitaire plus large et plus courte.

Le squamosal de plus grande taille présente une ornementation de la lame alaire développée et dense, à base de tubercules plus ou moins reliés les uns aux autres et de petits alvéoles. Les autres squamosaux sont de plus petite taille, et l'ornementation dermique est à peine ébauchée. Le processus postéro-dorsal est modérément développé et montre un contour subrectangulaire; le processus antérieur est relativement long et aussi en pointe, et le processus dorsal est très réduit et en pointe. Une relation fronto-squamosale doit donc être exclue. La morphologie générale de l'os correspond bien à celle de l'actuel P. fuscus, et seul le type d'ornementation du squamosal de plus grande taille, dense et à base de tubercules et d'alvéoles, le différencie de l'espèce actuelle.

Les vertèbres, dont le disque intervertébral est resté isolé, sont amphicoeles. Ce type de vertèbre caractérise les Pelobatines (sens

classique) non-adultes, tandis que chez les individus adultes le disque intervertébral se soude à la vertèbre qui le précède formant ainsi des vertèbres procoeles. La vertèbre sacrée, ne semble pas avoir été fusionnée à l'urostylee, au moins dorsalement où son bord postérieur reste libre, tandis que ventralement, le centrum est cassé. Les vertèbres manquent de neurépine où bien cette dernière est très réduite, caractère que l'on trouve aussi dans les subadultes de Pelobates. Les humérus, avec une diaphyse modérément robuste et les ilions, avec une striation de l'articulation interiliaque faible, se rapprochent plus de P. fuscus que d'aucune autre espèce.

C'est donc, P. fuscus qui présente le plus grand nombre de ressemblances avec le fossile. Néanmoins, celui-ci diffère de l'espèce actuelle par la morphologie du prémaxillaire, avec une crête latérale et un "recessus marsupiat" très peu développés ou absents et une rangée dentaire plus longue antérieurement; la zone suborbitaire de son maxillaire est plus étroite et plus longue; la vertèbre sacrée est, au moins, libre sur son côté postéro-dorsal et l'ornementation dermique du squamosal de plus grande taille est plus dense et avec des tubercules plus nombreux que chez l'actuelle P. fuscus. Sauf ce dernier caractère, les caractères précédents sont très probablement liés à l'âge de l'animal, puisqu'il s'agit chez le fossile, pour la plupart, d'individus subadultes. J'attribue donc ce matériel à Pelobates cf. P. fuscus.

Pelobates cf. P. cultripes.

Matériel et localités.-

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: une scapula (USTL), un ilion (UCBL) et deux tibio-fibulas (USTL et UCBL).
- Balaruc VII, Plio-Pléistocène, Hérault, France: un ilion (USTL).

- Mas Rambault, Pléistocène inférieur, Hérault, France: une vertèbre dorsale; deux radio-ulna et un ilion (USTL).

Description et discussion.-

Bien que douteuse, l'attribution de ce matériel à P. cultripes se base sur les caractères suivants: scapula avec une crête antérieure très réduite et limite inférieure de l'apophyse acromiale courbe; radio-ulna bien individualisés distalement l'un de l'autre; ilion à limite dorsale de la "pars ascendens" droite et surface interiliaque bien développée et fortement striée (Böhme, 1977; Sanchiz et Szyndlar, 1984). En l'absence d'éléments crâniens de valeur systématique plus importante, j'attribue le matériel à Pelobates cf. P. cultripes.

CONCLUSIONS

Au Pliocène, deux formes très proches des espèces actuelles P. fuscus et P. cultripes sont présentes dans deux des gisements étudiés: Pelobates cf. P. fuscus dans le Pliocène moyen (MN 15) de Sète en France, où il s'agirait de la citation la plus méridionale de l'espèce en Europe, et Pelobates cf. P. cultripes dans le Pliocène supérieur (MN 16) des îles Medas en Espagne, où elle serait la mention la plus ancienne pour cette espèce, et vers la limite Plio-Pléistocène à Balaruc VII en France.

Au Pléistocène, P. fuscus est bien représenté (presque tous les éléments squelettiques ont été retrouvés) dans le Pléistocène supérieur de la Combe-Grenal en Dordogne, France. La localisation de ce gisement correspond à la limite méridionale de l'aire de répartition actuelle de l'espèce (Arnold et Burton, 1978), tandis que pour Matz et Weber (1983) cette limite méridionale est localisée plus au nord.

D'autre part, P. cultripes est abondamment représenté dans le gisement Chasséen de Châteauneuf-du-Rhône: la Roberte, et sa localisation correspond à la limite septentrionale de l'aire de repartition actuelle de l'espèce.

P. fuscus et P. cultripes sont, pour la première fois mentionnés dans les gisements français.

Famille Pelodytidae Bonaparte, 1850.

Introduction.-

Les Pelodytidés constituent actuellement un groupe très réduit de petits anoures, dont la taille ne dépasse que très rarement 5cm de longueur et que l'on ne trouve qu'en Europe où ils sont représentés par un seul genre, Pelodytes, avec deux espèces à distribution disjointe: P. punctatus qui habite la péninsule ibérique, la France, le Luxembourg, le nord de la Belgique et le nord-ouest de l'Italie (Matz et Weber, 1983) et P. caucasicus présent dans le nord-ouest du Caucase et l'ouest de la Transcaucasie en U.R.S.S. (Frost, 1985).

Actuellement, le statut familial des Pelodytidés est reconnu par la plupart des auteurs, tandis qu'auparavant, ce groupe d'anoures a été inclus, le plus souvent, dans les Pelobatidés, ou bien comme une sous-famille à part entière, les Pelodytinés (Noble, 1924; Griffiths, 1963; Spinar, 1972, entre autres) ou plus rarement à l'intérieur de la sous-famille des Pelobatinés (Terent'ev, 1965; Vergnaud-Grazzini, 1970).

Du point de vue ostéologique, les Pelodytidés actuels présentent les caractères suivants: (1) os du crâne dépourvus d'ossification dermique; (2) prémaxillaire, maxillaire et vomer dentés; (3) sphénethmoïde avec des processus latéraux modérément développés; (4) vertèbres procoeles, avec un arc neural long, de type imbriqué et condyles et cotyles aplatis dorso-ventralement; (5) atlas muni de deux cotyles juxtaposés et généralement fusionné à la deuxième vertèbre; (6) vertèbre sacrée généralement non fusionnée à l'urostyle et munie d'apophyses sacrées très dilatées antérieurement et, surtout, postérieurement; (7) urostyle avec deux petits processus transverses et dépourvu de crête dorsale; (8) ceinture pectorale arcifère; (9) scapula courte, portant une crête antérieure développée et

partiellement couverte antérieurement par la clavicule; (10) ilion dépourvu de crête dorsale, de tubérosité supérieure et des fosses pré- et supracétabulaire; (11) tibial-fibulaire (= astragale et calcaneum) fusionnés; (12) absence de tubercule métatarsal; (13) éléments pré- et postzonal présents et (14) élément zonal et parahyoïdes ossifiés (Griffiths, 1963; Lynch, 1973; Trueb, 1973; Sanchiz, 1978a).

La famille est représentée en Europe, au moins depuis l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy, en France (cf. Pelodytes, Crochet et al., 1981, Tab. 2-1; Rage, 1984b, Tab. 1 et 1988a, p. 6 et 7, fig. 3 et 4), tandis que l'attribution de Propelodytes wagneri de l'Eocène moyen d'Allemagne (Weitzel, 1938) aux Pelodytidés, bien que très probable, reste toujours douteuse. Une espèce particulière, Pelodytes arevacus, est présente dans le Miocène moyen (MN 7 ou MN 8) et très probablement dans le Miocène inférieur (MN 2 ou MN 3) d'Espagne (Sanchiz, 1977 et 1978). P. punctatus est mentionné dans le Miocène terminal d'Espagne (Sanchiz, 1983) et dans le Pléistocène moyen ancien de France (Rage, 1972a; Bailon et al., 1988); P. punctatus, dans le Pléistocène d'Atapuerca (Sanchiz, 1987a), dans l'Holocène de Cuenca (Lopez-Martinez et Sanchiz, 1985) et de Gerone (Felix, 1985), tous les trois en Espagne, et Pelodytes sp. dans le Miocène supérieur (MN 12) et le Pliocène supérieur (MN 15) d'Espagne (Sanchiz, 1977a et 1978a), le Pléistocène moyen de France (Rage, 1969) et le Pléistocène supérieur de Pologne (Sanchiz et Szyndlar, 1984; Mlynarski et Szyndlar, 1989). Pelodytes serait aussi présent dans les gisements du Miocène inférieur de Vieux-Collonges et de Saint-Gerand-de-Puy et du Miocène moyen de la Grive-St-Alban (Hossini, com. pers.).

En Amérique du Nord, un autre représentant de la famille (Miopelodytes gilmorei) est signalé dans le Miocène moyen des Etats-Unis (Taylor, 1941).

Genre Pelodytes Bonaparte, 1838.

Pelodytes punctatus Daudin, 1802.

Pelodytes cf. P. punctatus.

- 1969, Pelodytes sp., Rage, p. 107.
- 1983-1984, Bombina sp., Rage, p. 14, fig. 1 et 2.

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: un humérus (UCBL); trois vertèbres dorsales; une vertèbre sacrée; un humérus et un ilion (USTL).
- Montoussé 5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France: une vertèbre dorsale; trois humérus et un ilion (Coll. Clot).
- Mas-Rambault, Pléistocène inférieur, Hérault, France: un humérus (USTL).
- Terra-Amata, Pléistocène moyen ancien, Alpes-Maritimes, France: une vertèbre dorsale et un ilion (IPH).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: une vertèbre dorsale; 38 humérus; deux radius-ulna; sept ilions; un fémur; dix tibio-fibulas et deux tibial-fibulaires (IPH).
- La Roche-Cotard, Pléistocène supérieur, Indre-et-Loire, France: un humérus et un ilion (Coll. Marquet).
- La Combe-Grenal, Pléistocène supérieur (Riss III-Würm II), Dordogne, France: un humérus.
- Pierres Blanches, Pléistocène non déterminé, Hérault, France: deux vertèbres dorsales; cinq scapulas; un coracoïde; 24 humérus; deux radius-ulnas; dix ilions; six tibio-fibulas et deux tibial-fibulaires (USTL).

- Baume Claire/Baume Sourde, Néolithique moyen (Chasséen) Drôme, France: deux humérus; un radius-ulna; un ilion et un tibio-fibula (CPAV).
- Saint-Paul-Trois-Châteaux: Les Moulins, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: un humérus (CPAV).

Description et discussion.-

(A) Vertèbres.-

(1) Vertèbres dorsales (= vertèbres présacrées) (Fig. 20, a).- Les vertèbres sont procoeles et de petite taille (le centrum ne dépassant pas 3mm de longueur). L'arc neural, modérément long, montre une surface dorsale convexe; la neurépine, absente ou à peine ébauchée, est le plus souvent prolongée en une petite pointe postérieure. Les condyles et les cotyles sont petits et aplatis dorso-ventralement; le canal neural est très grand; les parois latérales de l'arc neural sont minces et longues et les apophyses transverses, très grêles et plus ou moins dirigées vers l'avant (caractère des vertèbres présacrées postérieures), se fixent, le plus souvent juste sous les prézygapophyses.

Cet ensemble de caractères distingue aisément le genre Pelodytes des autres anoures européens (Rage, 1974a; Sanchiz, 1978a). D'autre part, la morphologie des vertèbres dorsales, très homogène parmi les espèces actuelles et fossiles de Pelodytes, ne permet pas une attribution spécifique.

(2) Vertèbre sacrée (Fig. 20, b).- La seule vertèbre sacrée attribuée à Pelodytes provient du gisement du Pliocène supérieur de Sète. Les apophyses sacrées sont cassées à leur base, néanmoins, elles devaient être larges et aplaties dorso-ventralement. L'arc neural est long et dépourvu de neurépine. En vue antérieure, le cotyle est large et aplati dorso-ventralement, tandis qu'en vue postérieure, deux petits condyles, peu

distincts l'un de l'autre, sont présents. En vue ventrale, le centrum est lisse dans toute sa longueur.

Chez P. arevacus et P. caucasicus, la surface ventrale du centrum montre, sur sa portion distale, une impression où se loge, chez l'animal vivant, une prolongation ventrale de l'urostyle; cette impression n'existe pas chez P. punctatus (Sanchiz, 1978a; Borkin et Anissimova, 1987).

(B) Scapula (Fig. 20, g).-

Il s'agit d'un os court et trapu, avec une crête antérieure bien développée et munie de l'ébauche d'un tubercule dans la zone d'union de cette crête antérieure avec l'apophyse acromiale. Ceci le différencie des genres Alytes et DiscoGLOSSUS où ce tubercule manque. Le matériel fossile et P. punctatus diffèrent de l'espèce fossile P. arevacus par le plus fort développement de la crête antérieure et du tubercule mentionné ci-dessus. Dans tous les cas, chez les fossiles, le processus glénoïde manque, sa morphologie ne peut pas être connue.

(C) Coracoïde (Fig. 20, f).-

Chez Pelodytes, tout comme dans notre fossile, le coracoïde est un os allongé, avec une "intumescencia glenoidalis" modérément globuleuse, une "pars epicoracoidalis" aplatie transversalement et de longueur semblable à celle de l'"intumescencia glenoidalis". Les bords antérieur et postérieur sont modérément concaves et plus ou moins symétriques l'un par rapport à l'autre.

(D) Humérus (Fig. 20: c, e).-

L'humérus correspond à l'élément osseux le plus représenté. La diaphyse, cassée dans presque tous les cas, est droite et svelte; le condyle est sphérique et légèrement déplacé du côté latéral (= radial) par

rapport à l'axe diaphysaire; la fosse cubitale, modérément profonde, est bien limitée médialement et complètement ouverte du côté latéral; l'épicondyle ulnaire est modérément développé et généralement il n'atteint pas la limite postérieure du condyle; l'épicondyle radial est très réduit, plaqué au condyle et surmonté par une crête radiale bien développée, surtout dans les éléments de plus grande taille. Le seul humérus dont la diaphyse subsiste présente une crête paraventrals réduite, en plus d'une crête ventrale.

Sur cet élément osseux, le dimorphisme sexuel normal, présent dans la plupart des anoures, apparaît. L'humérus des individus mâles porte une crête mésiale. Chez Pelodytes, l'ensemble des crêtes mésiale et radiale, toutes deux orientées transversalement, donnent un aspect en cuillère très caractéristique aux humérus des individus mâles de ce genre.

Un fragment d'humérus droit appartenant à une femelle du gisement Pléistocène de la Roche-Cotard (Indre-et-Loire, France) est attribué par Rage (1983-1984; p.15, fig. 2) à Bombina sp.. Une révision de ce matériel montre que cet humérus appartient plutôt à Pelodytes qu'à Bombina. En effet, chez Bombina, l'humérus montre un déplacement latéral du condyle plus marqué que dans le fossile et que chez Pelodytes; la crête radiale est plus réduite et la fosse cubitale est absente, tandis que dans le fossile et l'actuel Pelodytes, cette fosse est bien présente, bien limitée du côté médial et ouverte du côté latéral.

(E) Radius-ulna.-

Cinq radius-ulnas sont attribués, avec quelques doutes, à Pelodytes. Tout comme chez l'actuel Pelodytes, le "colum antibrachii" est long et élancé, la portion distale est légèrement plus large que la portion proximale, la fosse et la crête radiale, bien que présentes, sont peu développées.

(F) Ilions (Fig. 20, d).-

Tout comme chez Pelobates, les ilions de pelodytes se caractérisent par l'absence d'aile dorsale, de tubérosité supérieure et de fosses pré- et supracétabulaire, par la présence d'un sillon dorsal dans la zone d'union de la "pars ascendens" avec la branche antérieure, d'une "pars ascendens" courte et d'une "pars descendens" modérément développée. Néanmoins, Pelodytes diffère de Pelobates par l'absence sur la face interne de l'os d'une surface d'articulations interiliaque développée, par la plus faible distance existant entre la limite de l'acetabulum et la limite dorsale de la "pars ascendens", par la présence d'une surface externe de la "pars ascendens" concave et non plate comme c'est le plus souvent le cas chez Pelobates. Généralement, une ébauche de tubérosité supérieure apparaît sur le bord dorsal de la "pars ascendens". La morphologie générale de cet os semble être très homogène chez les différentes espèces de Pelodytes. Cependant, chez P. caucasicus (Böhme, 1977, p.294, fig.8), au moins le bord dorsal de la "pars ascendens" semble être moins incliné dorsalement que dans les fossiles, que chez P. punctatus et l'espèce fossile P. arevacus.

Rage (1983-1984; p.125, fig.1) attribue un ilion gauche du gisement Pléistocène de la Roche-Cotard à Bombina sp.. Cependant, la morphologie générale de cet os s'accorde plutôt à Pelodytes qu'à Bombina. Chez ce dernier genre, au moins la "pars descendens" est beaucoup plus réduite et la cavité acétabulaire plus développée que dans le fossile et que chez Pelodytes.

(G) Fémur.-

La morphologie générale de cet élément osseux correspond bien à celle de Pelodytes, c'est-à-dire: os long, modérément sigmoïde et muni d'une crête fémorale longue et peu proéminente.

(H) Tibio-fibula.-

Cet os a une morphologie assez homogène chez les différents anoures européens. Cependant, chez Pelodytes, tout comme dans les tibio-fibulas fossiles attribués à ce genre, la portion centrale est très longue et mince et l'ensemble de l'os est relativement incurvé latéralement et dorso-ventralement.

(I) Tibial-fibulaire (= astragale-calcaneum).-

Seuls quelques fragments, très détériorés, sont attribués à cet élément osseux. Comme cela est aussi le cas chez les Centrolénidés, chez les Pelodytidés ces deux éléments sont fusionnés l'un à l'autre sur toute leur longueur et constituent un ensemble unique (Trueb, 1973). Leur morphologie rappelle celle des tibio-fibulas en général. Néanmoins, chez Pelodytes le tibial-fibulaire se distingue des tibio-fibulas par sa plus faible longueur, sa plus grande largeur dans sa portion centrale et par son plus fort aplatissement. L'état de conservation du matériel, très détérioré, ne permet pas une distinction de ceux qui ont été attribués par Sanchiz (1978a) à P. arevacus.

Conclusions.-

Le genre Pelodytes, connu en France depuis l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy, est bien représenté dans un des gisements (Sète) du Pliocène moyen (MN 15) et dans une bonne partie des gisements pléistocènes et holocènes étudiés dans ce travail. La morphologie de la vertèbre sacrée, de la scapula et, en moindre mesure, celle de l'ilion, différencie le fossile de l'espèce fossile du Miocène espagnol P. arevacus et de

l'actuelle P. caucasicus; elle le rapproche de l'actuelle P. punctatus, la seule espèce actuellement présente en Europe occidentale.

P. punctatus est principalement terrestre et nocturne en dehors de la saison de reproduction, pendant laquelle on le trouve même dans l'eau. Il vit en général dans les milieux légèrement humides où on peut le trouver pendant le jour sous les pierres ou dans des terriers peu profonds qu'il creuse lui-même. Il a des moeurs "semi-arboricoles", pouvant grimper sur des surfaces lisses en utilisant son ventre à la manière d'une ventouse.

Famille Bufonidae Gray, 1825.

Introduction.-

Actuellement, les Bufonidés constituent une famille très cosmopolite; ils sont seulement absents à Madagascar, en Nouvelle-Guinée, en Australie et en Nouvelle-Zélande. Le genre Bufo, seul représentant actuel et fossile de la famille en Europe, est de loin, avec plus de 200 espèces, le plus diversifié, la famille comprenant environ 280 espèces.

La famille présente, entre autres, les caractères suivants: (1) vertèbres procoeles et avec des arcs neuraux généralement courts; (2) atlas avec une articulation cranio-vertébrale du type II (Lynch, 1971) et parfois fusionné à la deuxième vertèbre (ce dernier caractère n'existe pas chez Bufo); (3) vertèbre sacrée parfois fusionnée à l'urostyle (chez Bufo, elle est libre) et avec des apophyses sacrées modérément élargies; (4) articulation sacro-urostylaire généralement bicondylaire; (5) urostyle le plus souvent dépourvu de processus transverses; (6) côtes absentes chez les adultes et chez les subadultes; (7) maxillaire dépourvu de dents; (8) ceinture pectorale du type arcifère; (9) élément prézonal le plus souvent absent; (10) élément zonal osseux; (11) scapula non couverte antérieurement par la clavicule; (12) os du tarse reliés, à leurs extrémités, par du cartilage et (13) langue et organe de Bidder présents (Griffiths, 1963, Lynch, 1973).

Ce serait en Amérique du Sud (Paléocène du Brésil) qu'ont été trouvés les plus anciens fossiles attribués à cette famille, et plus précisément au genre Bufo (Estes et Reig, 1973). En Europe, le premier Bufonidé fossile (Bufo sp.; un centrum d'une vertèbre sacrée et un fragment de radius-ulna) vient du Miocène inférieur espagnol de Bunol, Valence (MN 4a; Sanchiz, 1977a et b). B. cf. viridis a été signalé dans le Miocène inférieur (MN 4b) de Corcoles, Espagne (Alferez Delgado et Brea Lopez, 1981) et Bufo aff. B.

viridis dans le Miocène inférieur (MN 4b) de Vieux-Collonges et dans le Miocène moyen de la Grive-Saint-Alban (MN 7-8) tous deux en France (Bailon et Hossini, 1990).

Genre Bufo Linné, 1758

Le genre Bufo est représenté actuellement en Europe par trois espèces: B. bufo que l'on trouve dans la majeure partie de l'Europe, sauf en Irlande, Corse, Sardaigne, les Baléares, Malte, Crète et dans quelques îles méditerranéennes plus petites. Il se trouve aussi en Afrique du nord-ouest et en Asie paléarctique jusqu'au Japon; B. calamita est présent en Europe de l'ouest et du centre, où il s'étend vers l'est jusqu'à la Russie occidentale; B. viridis est répandu surtout dans l'est de l'Europe, il se trouve, vers le nord jusqu'au sud de la Suède, vers l'ouest jusqu'en Allemagne occidentale, extrême nord-est de la France, l'Italie, la Corse, la Sardaigne et les Baléares; il existe aussi en Afrique du Nord et en Asie de l'ouest et centrale.

Les trois espèces européennes ont la peau verruqueuse, des glandes parotoïdes bien développées, une pupille horizontale et des membres plus ou moins courts et robustes. Il s'agit d'anoures principalement nocturnes et terrestres; ce n'est que pendant la période de reproduction qu'ils se rassemblent dans les étangs et les rivières à courant lent.

Bufo bufo Linné, 1758

- 1969, Bufo bufo, Rage, p. 107-108.
- 1976a, Bufo bufo, Clot et al, p. 152 et 158.
- 1976b, Bufo bufo, Clot et al, p. 513.
- 1977a, Bufo bufo, Rage, p. 72-73.

- 1978, Bufo bufo, Cantet et al, p. 356.
- 1984, Bufo bufo, Clot et al, p. 47.

Matériel et localités.-

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: une vertèbre, une scapula, un coracoïde et un ilion (USTL) (USTL).
- Montoussé-5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France: une scapula, deux humérus, quatre ilions, un fémur et trois tibio-fibulas (Coll. Clot).
- Terra-Amata, Pléistocène moyen ancien, Alpes-Maritimes, France: trois ptérygoïdes, un sphénethmoïde, cinq vertèbres, trois scapulas, deux humérus, deux ilions et un fémur (IPH).
- Lunel-Viel, Pléistocène moyen, Hérault, France: 17 radius-ulnas, un fémur et 30 tibio-fibulas (USTL).
- Montoussé-3, Pléistocène moyen, Hautes-Pyrénées, France: une scapula, deux humérus, deux urostyles et un fémur (Coll. Clot).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: un sphénethmoïde, deux ptérygoïdes, quatre angulaires s.l., 39 vertèbres (dont deux atlas et trois vertèbres sacrées), neuf urostyles, 25 scapulas, 13 coracoïdes, 111 humérus, 20 radius-ulnas, 42 ilions, 15 fémurs et 15 tibio-fibulas (IPH).
- La Combe-Grenal, Pléistocène supérieur (Riss III-Würm II), Dordogne, France: un humérus.
- Grotte du bois du Cantet, Espèche, Pléistocène supérieur, Hautes-Pyrénées, France: une scapula, un urostyle et un ilion (Coll. Clot).
- Grotte de la Carrière, Gerde, Pléistocène supérieur, Hautes-Pyrénées, France: un ptérygoïde, un angulaire s.l., une vertèbre présacrée, neuf humérus, un radius-ulna, un urostyle, quatre ilions, quatre fémurs et un tibio-fibula (Coll. Clot).

- Grotte du Noisetier, Pléistocène supérieur (Moustérien), Hautes-Pyrénées, France: un humérus (Coll. Clot).
- La Brette-2, Condom, Pléistocène supérieur (Magdalénien), Gers, France: un humérus, un ilion et un fémur (Coll. Clot).
- Pierres-Blanches, Pléistocène indéterminé, Hérault, France: une vertèbre présacrée et une scapula (USTL).
- Arthez d'Asson, Gouffre PH3, Pléistocène supérieur/Holocène, Pyrénées-Atlantiques, France: un atlas, sept vertèbres présacrées, une vertèbre sacrée, quatre urostyles, deux scapulas, un coracoïde, quatre humérus, quatre radius-ulnas, trois ilions, six fémurs et sept tibio-fibulas (Coll. Clot).
- Abri de la Citoyenne, Lourdes, Pléistocène supérieur/Holocène (couches remaniées), Pyrénées-Atlantiques, France: une scapula, un coracoïde, 27 humérus, 20 radius-ulnas, un urostyle, 13 ilions, 11 fémurs et 10 tibio-fibulas (Coll. Clot).
- Baume Claire/Baume Sourde, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: un centrum de vertèbre sacrée (CAVP).
- St-Paul-trois-Châteaux: Les Moulins, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: un ptérygoïde, un parasphénoïde, un angulaire s.l., trois vertèbres présacrées, une vertèbre sacrée, trois urostyles, deux scapulas, quatre humérus, un radius-ulna, six ilions, trois fémurs (CAPV).
- Châteauneuf-du-Rhône: La Roberte, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: deux vertèbres, deux urostyles, une scapula, deux humérus, deux ilions, un fémur et un tibio-fibula (CAPV).
- Font-Juvenal, Néolithique ancien/Néolithique récent, Aude, France: 25 humérus, six scapulas, quatre radius-ulnas, quatre ilions, 11 fémurs et sept tibio-fibulas (CASR).

Bufo cf. B. bufo

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: une scapula et un ilion (UCBL, USTL)).

Bufo calamita Laurenti, 1768.

- 1969, Bufo calamita, Rage, p. 107-108.
- 1976a, Bufo cf. calamita, Clot et al., p. 158.
- 1976b, Bufo cf. calamita, Clot et al., p. 513.
- 1977a, Bufo cf. calamita, Rage, p. 72 et 73.
- 1978, Bufo calamita, Rage, p. 356.
- 1983/84, Alytes sp., Rage, p. 14 et 15, fig. 4.

Bufo calamita, Rage, p. 14 et 15.

Matériel et localités.-

- Mas Rambault, Pléistocène ancien, Hérault, France: trois sphénethmoïdes, deux parasphénoïdes, deux angulaires s.l., cinq vertèbres présacrées, une vertèbre sacrée, 14 scapulas, six humérus, quatre urostyles, 20 ilions, deux fémurs et un tibio-fibula (USTL).

- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen/Holocène, Alpes-Maritimes, France: deux sphénethmoïdes, 30 vertèbres (dont un atlas et quatre vertèbres sacrées), 24 urostyles, 27 scapulas, 45 humérus, 100 ilions et 20 fémurs (IPH).

- La Combe Grenal, Pléistocène supérieur (Riss III-Würm II), Dordogne, France: un humérus.

- La Roche Cotard, Pléistocène supérieur, Indre-et-Loire, France: un parasphénoïde, un humérus et un ilion attribué à Alytes par Rage (1983/84) (Coll. Marquet).

- Grotte du bois du Cantet, Espèche, Pléistocène supérieur, Hautes-Pyrénées, France: un ilion et un tibio-fibula (Coll. Clot).
- Grotte de la Carrière, Gerde, Pléistocène supérieur, Hautes-Pyrénées, France: deux ilions (Coll. Clot).
- La Brette 2, Condom, Pléistocène supérieur (Magdalénien), Gers, France: deux scapulas, 29 humérus, un urostyle et un fémur (Coll. Clot).
- Pierres-Blanches, Pléistocène indéterminé, Hérault, France: une scapula (USTL).
- Abri de la Citoyenne, Lourdes, Pléistocène supérieur/Holocène, Hautes-Pyrénées, France: un humérus et trois ilions (Coll. Clot).
- Saint-Paul-trois-Châteaux: Les Moulins, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: six frontopariétaux-prootique-exoccipitaux, un ptérygoïde, un sphénethmoïde, deux atlas, six vertèbres présacrées, trois vertèbres sacrées, un urostyle, neuf scapulas, un coracoïde, 14 humérus, deux radius-ulnas, 11 ilions, huit fémurs et un tibio-fibula (CAPV).
- Châteauneuf-du-Rhône: La Roberte, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: 14 frontopariétaux-prootique-exoccipitaux, quatre parasphénoïdes, un sphénethmoïde, quatre angulaires s.l., 20 vertèbres présacrées, 13 vertèbres sacrées, 40 urostyles, 11 scapulas, six coracoïdes, 87 humérus, 22 radius-ulnas, 99 ilions, 81 fémurs et 55 tibio-fibulas (CAPV).
- Font-Juvenal, Néolithique ancien/Néolithique récent, Aude, France: six scapulas, 25 humérus, quatre radius-ulnas, quatre ilions, 11 fémurs et sept tibio-fibulas (CASR).

Bufo cf. B. calamita

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: un urostyle (USTL).

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: un urostyle (USTL).

Bufo viridis Laurenti, 1768

Matériel et localités.-

- Mas Gènegals, Pliocène moyen/supérieur (MN15/16), Hérault, France: un ilion (USTL).
- Terra-Amata, Pléistocène moyen ancien, Alpes-Maritimes, France: un sphénethmoïde et un ilion (IPH).

Description et discussion.-

(1) Fronto-pariétal-prootique-exoccipital (Fig. 22, G).-

Dans tous les cas, le fronto-pariétal et le prootique sont fusionnés, l'exoccipital étant souvent soudé à cet ensemble. Le fronto-pariétal, non soudé avec son homologue, a une forme en triangle rectangle, avec son apex dirigé vers l'avant, un bord latéral droit, un bord médial très irrégulier et une surface dorsale légèrement concave postérieurement, lisse ou faiblement ornée. Le canal occipital (= "fossula limitans", Bolkay, 1919) est ouverte dans toute sa longueur, profond, modérément large, légèrement incliné antéro-latéralement et bien limité latéralement et médialement par des crêtes plus ou moins développées. Antérieurement, et surtout postérieurement, le canal reste ouvert. Latéralement, le fronto-pariétal se prolonge en une crête postorbitaire (sensu Martin, 1972) qui occupe une position médiane ou antérieure sur le prootique.

L'impression du squamosal sur la face dorsale du prootique est très peu développée; la lame du squamosal ne surmonte donc pas la face dorsale

du prootique. L'angle que forme la partie latérale de chaque fronto-pariétal avec la limite antérieure du prootique est très proche de 90°.

Parmi les trois espèces de Bufo actuellement présentes en Europe, seul B. calamita présente une morphologie de cet ensemble osseux semblable à celle des fossiles. Chez B. bufo, le fronto-pariétal est presque toujours libre, subrectangulaire, avec une surface dorsale plate et un canal occipital généralement plus long. Chez B. viridis, le fronto-pariétal est plus élargi antérieurement, avec un bord médial plus régulier, le canal occipital est généralement plus étroit, et la crête postorbitaire occupe une position plus postérieure sur le prootique.

(2) Ptérygoïde.-

L'os montre une morphologie caractéristique en Y, avec une branche antérieure (= branche maxillaire) qui repose sur la "pars palatina" du maxillaire chez l'animal vivant, une branche interne qui contacte le parasphénoïde et le prootique et une branche postérieure collée à la branche descendante du squamosal et qui atteint le carré. Chez Bufo, contrairement à DiscoGLOSSUS et surtout à Pelobates, il n'y a pas de dilatation alaire entre la branche antérieure et postérieure.

L'os présente une morphologie assez homogène parmi les différentes espèces de Bufo, néanmoins, quelques différences peuvent être établies. B. calamita a une branche antérieure relativement plus robuste et plus élargie que B. bufo, et la branche postérieure est légèrement plus courte et plus inclinée dorsalement que celle que présente cette dernière espèce. B. viridis, l'autre espèce européenne, montre des branches interne et postérieure plus courtes que celles des deux espèces précédentes. Chez Rana, l'autre genre d'anoure avec une taille semblable à celle des fossiles et dont la dilatation alaire est aussi absente, le ptérygoïde, bien que très semblable, présente au moins une branche interne plus courte et une

branche antérieure proportionnellement plus longue et plus mince que chez Bufo et que chez les fossiles.

(3) Sphénethmoïde (Fig. 23: A,B).-

Cet os est légèrement plus long que large. Sur le plancher de chaque chambre antérieure, un épaississement (= "sella amplificans") est présent chez B. calamita et surtout chez B. viridis. Chez B. bufo, ce type de structure est presque toujours absent ou très peu développé. En plus, chez cette dernière espèce, l'os est légèrement plus large et plus court, et l'"incisura semielliptica" est moins profonde que dans les deux espèces précédentes.

B. calamita diffère de B. viridis par la présence d'une "sella amplificans" moins robuste, surtout en vue antérieure et dans la morphologie du toit du sphénethmoïde, plus échancré antérieurement chez cette dernière espèce. En vue ventrale, le sphénethmoïde de B. viridis est généralement plus étranglé latéralement que celui de B. calamita. Le sphénethmoïde attribué à B. viridis et provenant du gisement du Pléistocène moyen ancien de Terra-Amata, présente un toit pourvu d'ossification dermique dans sa région centrale. Une ossification dermique de ce type est mentionnée sur les sphénethmoïdes provenant du Miocène moyen de la Grive-Saint-Alban et attribués à Bufo aff. B. viridis (Bailon et Hossini, 1990).

(4) Angulaire s.l.-

Chez Bufo, le processus coronoïde est modérément développé en arc de cercle. Chez B. calamita, ce processus coronoïde est légèrement plus bas que chez B. bufo. Ces deux espèces montrent une crête paracoronoïde réduite à sa portion antérieure, tandis que chez B. viridis, elle est plus longue (Bailon et Hossini, 1990).

(5) Vertèbres.-

Chez Bufo, les vertèbres sont procœles, tandis que chez les Discoglossidés, elles sont opisthocœles. L'arc neural est court (caractère différentiel avec Pelobates et Pelodytes); le centrum est bien individualisé, tandis que chez Rana et Hyla, il est mal individualisé; le condyle est assez fort et aplati; les parois latérales de l'arc neural sont courtes et robustes (caractère qui le différencie des autres anoures européens, où les parois latérales de l'arc neural sont généralement plus minces et plus hautes); la crête neurale est basse et ne se prolonge que très peu postérieurement.

L'atlas présente une articulation cranio-vertébrale du type II (Lynch, 1971), avec des cotyles très faiblement séparés ventralement l'un de l'autre et un condyle postérieur aplati dorso-ventralement. Chez B. calamita, le canal neural est généralement circulaire et le condyle postérieur est plus aplati et plus large que chez B. bufo, où le canal neural tend à être ogival. B. viridis, a des cotyles plus aplatis et plus larges que les deux autres espèces et, en vue latérale, sous les postzygapophyses, une petite expansion osseuse (= épine sous-zygapophysaire) est toujours présente. Cette structure est faiblement marquée chez B. calamita et absente chez B. bufo (Sanchiz, 1977a et b; Bailon, 1986; Bailon et Hossini, 1990).

La deuxième vertèbre montre des apophyses transverses aplaties et dirigées vers l'avant. Une échelle peut être établie en fonction du degré d'élargissement des apophyses transverses et du cotyle et condyle; elle va de B. viridis, apophyses transverses, cotyle et condyle très aplatis, B. calamita et B. bufo avec des apophyses transverses, cotyle et condyle les plus étroits des trois espèces.

Dans la troisième vertèbre, les apophyses transverses sont dirigées vers le bas. Chez B. calamita, elles sont généralement cylindriques et un

peu plus grosses que celles de B. bufo. Chez B. viridis, ces apophyses transverses sont aplaties dorso-ventralement (Sanchiz, 1977b).

Chez les autres vertèbres présacrées, la morphologie générale est assez semblable et aucune différence spécifique nette ne peut être signalée. Les individus adultes de B. bufo, peuvent se différencier par leur taille, qui est normalement supérieure, et chez B. viridis, les arcs neuraux sont généralement plus longs et plus carrés que dans les autres espèces et les apophyses transverses sont, le plus souvent, aplaties dorso-ventralement, tandis que chez B. calamita et B. bufo, elles sont cylindriques.

La vertèbre sacrée (Fig. 21,G; 22,A) est procœle, caractère qui la différencie de celle des Dicoglossidés et des Ranidés, deux familles chez qui la vertèbre sacrée a une face antérieure du centrum convexe. Les apophyses sacrées sont aplaties dorso-ventralement (cylindriques chez les Ranidés) et modérément étendues (assez différentes de Pelobates et Pelodytes, où les apophyses sacrées sont très larges). Le centrum est bien développé et plus large que chez Hyla, laquelle possède aussi un cotyle plus petit. L'articulation sacro-urostylaire est du type bicondylaire.

Chez B. calamita et chez B. viridis, à la base de chaque apophyse sacrée, existe une fosse dorsale, ouverte latéralement chez B. viridis, latéralement et postérieurement chez B. calamita. Chez B. bufo, cette fosse manque. Les condyles d'articulation avec l'urostyle sont bien individualisés chez B. viridis et B. bufo, tandis que chez B. calamita, ils tendent à se fusionner (Sanchiz, 1977b; Bailon, 1986).

(6) Urostyle (Fig. 21,C; 22,H).-

Il s'agit d'un élément squelettique allongé et surmonté par une crête dorsale modérément haute et longue, avec un canal neural le plus souvent élargi et avec deux cotyles antérieurs. B. calamita et B. viridis ont des

cotyles moins larges et moins hauts que chez B. bufo, lequel présente généralement un canal neural plus rétréci. Chez B. calamita, le canal neural est ogival et large et les cotyles d'articulation avec la vertèbre sacrée sont partiellement fusionnés médialement entre eux.

(7) Coracoïde.-

Le coracoïde se caractérise par la présence d'une "intumescencia glenoidalis" bien développée, aussi large ou légèrement plus large que la "pars epicoracoidalis", laquelle est étroite et aplatie. Il s'agit d'un os à morphologie très homogène parmi les trois espèces européennes. Cependant, chez B. calamita la "pars epicoracoidalis" est légèrement plus large que chez les autres deux espèces.

(8) Scapula (Fig. 21,A; 22,D).-

Il s'agit d'un élément osseux présent dans la plus grande partie des gisements étudiés. L'os est "plat", allongé et avec un bord antérieur sinueux. L'apophyse glénoïde, bien détachée de l'os, laisse visible le "sinus interglenoidalis" en vue latéro-dorsale.

Une fosse supraglénéïdale, bien développée et profonde est toujours présente chez B. calamita, tandis que chez B. viridis, cette fosse, bien que généralement présente, est moins profonde. Chez B. bufo cette fosse manque ou, si elle existe, est à peine ébauchée. D'autre part, chez B. bufo et B. viridis, le bord antérieur de l'apophyse acromiale est généralement convexe, tandis que chez B. calamita, il est le plus souvent droit. Ce dernier caractère est assez souvent plus ou moins masqué par la présence d'une crête qui parcourt le bord antérieur (Sanchiz, 1977b; Bailon, 1986).

(9) Humérus (Fig. 21,D; 22: B,C).-

L'humérus est présent dans presque la totalité des gisements. Chez Bufo, cet élément possède une morphologie variable suivant l'espèce et le sexe, avec une courbure diaphysaire plus prononcée chez les femelles. L'extrémité distale possède un gros condyle (= "eminentia capitata") sphérique et déplacé latéralement. La fosse cubitale est réduite et parfois légèrement ouverte du côté latéral ou radial.

Chez B. calamita, la diaphyse est nettement plus incurvée et plus robuste, et la dimension relative des épicondyles et du condyle est plus grande que chez B. viridis et que chez B. bufo. Chez les mâles de B. bufo, la diaphyse est presque droite, tandis que chez les femelles, elle est plus incurvée que chez B. viridis (mâle et femelle). De plus, chez les humérus appartenant à des individus mâles, chez B. bufo la crête mésiale reste toujours transversale, tandis que chez B. viridis, elle est plus étroite et légèrement déplacée dorsalement. Enfin, B. viridis présente presque toujours une diaphyse svelte et plus ou moins droite, tandis que chez B. bufo, au moins dans sa portion distale, elle est plus robuste. Une ébauche de crête paraventrals est presque toujours présente chez B. calamita.

(10) Ilion (Fig. 21,B; 22,E; 23,C).-

Avec l'humérus, l'ilion constitue un des éléments osseux les plus abondants dans les gisements et des plus caractéristiques chez le genre Bufo. Il se caractérise par la présence d'une tubérosité supérieure bien développée, d'une "pars ascendens" courte et par l'absence d'aile dorsale sur la branche antérieure (= "pars cylindriiformis"), de tubercule interiliaque et de fosse supracétabulaire.

Chez B. calamita, la tubérosité supérieure est unilobée, haute et en pointe, tandis que chez B. bufo, bien que unilobée, elle est plus basse et avec un bord dorsal arrondi. Chez B. viridis par contre, la tubérosité

supérieure est bilobé, avec un lobe principal relativement bas et arrondi et un lobe secondaire antérieur plus petit et généralement en crochet. Une "lame" latéro-externe (= lame calamite) est présente sur le secteur distal de la branche antérieure chez B. calamita; chez B. viridis, et surtout chez B. bufo, si cette structure est présente, elle est toujours moins développée que chez B. calamita. Chez B. viridis, la fosse préacétabulaire est bien présente et profonde, moins développée ou absente chez B. calamita et surtout chez B. bufo, lequel présente une branche antérieure plus robuste que les deux autres espèces (Sanchiz, 1977b; Bailon, 1986).

(11) Fémur (Fig. 21,E; 22,F).-

Le fémur est long, courbe, modérément robuste et porte une crête fémorale bien développée. Chez B. bufo, la crête fémorale se divise et forme un triangle, tandis que chez B. calamita et B. viridis, cette crête ne se divise pas et présente un rebord plus ou moins tranchant. B. calamita possède des fémurs plus courts et plus robustes que B. viridis (Sanchiz, 1977b).

cf. Bufo

Matériel et localité.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: neuf vertèbres (dont une deuxième vertèbre et une vertèbre sacrée), un urostyle et un ilion (UCBL).

Description.-

(1) Vertèbres.-

La deuxième vertèbre (Fig. 24: A,B) est courte et munie d'une paire de processus transverses dirigés vers l'avant. Chacun de ces processus transverses est constitué par une portion antérieure cylindrique qui se continue postérieurement par une lame osseuse mince et élargie distalement.

La neurépine constitue, dans sa moitié antérieure, un large mucron osseux; postérieurement elle est courte, mince, haute et à bord dorsal tranchant. Deux crêtes postéro-latérales bien développées et robustes surmontent les postzygapophyses. Les prézygapophyses sont réduites, largement séparées l'une de l'autre et avec une surface articulaire presque verticale. Le cotyle, étiré en demi-lune, et le condyle sont très aplatis dorso-ventralement et très larges.

Les vertèbres présacrées (Fig. 24: E,F), procoeles, ont un arc neural plus ou moins long, la neurépine est mince, basse et longue, la surface articulaire des prézygapophyses est fortement développée, les processus transverses sont longs et aplatis dorso-ventralement, le condyle, et surtout le cotyle, ce dernier étiré en demi-lune, sont bien aplatis dorso-ventralement, le centrum est bien individualisé, et les parois latérales de l'arc neural sont courtes et modérément robustes.

La vertèbre sacrée, procoele, possède un cotyle antérieur et deux condyles postérieurs développés, bien individualisés l'un de l'autre et aplatis dorso-ventralement. Les apophyses sacrées sont cassées à leur base et une fosse dorsale ouverte du côté latéral semble être présente de chaque côté de l'arc neural.

(2) Urostyle (Fig. 24: C,D).-

L'urostyle se caractérise par la présence de deux cotyles antérieurs plus larges que hauts et bien séparés l'un de l'autre par une cloison

verticale. La crête dorsale est longue, modérément haute et légèrement épaissie antérieurement. Le canal neural est réduit. Une longue crête latérale (=lame horizontale) longe, de chaque côté, la crête dorsale.

(3) Ilion.-

L'ilion, de petite taille, possède une tubérosité supérieure, partiellement cassée, bien développée. L'aile dorsale manque, la branche antérieure est grêle, la fosse préacétabulaire est profonde, la "pars descendens" est modérément développée et le tubercule interiliaque manque.

Discussion.-

Parmi les différents anoures fossiles et actuels d'Europe, les Discoglossidés ont des vertèbres opisthocœles, l'urostyle a des apophyses transverses qui manquent chez le fossile et l'ilion présente, au moins, un tubercule interiliaque bien développé. Chez les Pelobatidés, les vertèbres ont une pointe postérieure bien développée et le condyle et le cotyle sont circulaires; la crête dorsale de l'urostyle est absente ou très peu développée et la tubérosité supérieure de l'ilion manque. Chez les Ranidés, les vertèbres ont un arc neural toujours plus court, le centrum est mal individualisé, la vertèbre sacrée montre un centrum avec une extrémité antérieure convexe et des apophyses sacrées cylindriques, la crête dorsale de l'urostyle est nettement plus haute et l'ilion présente une aile dorsale bien développée. Chez les Palaeobatrachidés, connus au moins jusqu'au Pliocène supérieur de Pologne (Sanchiz et Mlynarski, 1979b), la deuxième vertèbre est toujours fusionnée à l'atlas. Les vertèbres présacrées montrent une morphologie semblable à celle du fossile. Vergnaud-Grazzini et Mlynarski (1969) considèrent que la présence de cotyles étirés en demi-lune différencie les Palaeobatrachidés des Bufonidés. Notre matériel devrait être attribué, au moins par ce caractère, aux Palaeobatrachidés. Néanmoins,

dans le matériel de comparaison utilisé, il s'avère que des cotyles étirés en demi-lune sont aussi présents chez les Bufonidés, et au moins, chez l'espèce africaine B. regularis et en moindre mesure chez B. viridis. En plus, chez les Palaeobatrachidés, l'urostyle ne porte pas de crête dorsale, l'ilion présente un tubercule interiliaque bien développé, la crête dorsale, bien que réduite, est présente, et la "pars descendens" est très réduite (Vergnaud-Grazzini et Mlynarski, 1969).

C'est chez les Bufonidés, et plus précisément chez Bufo, que l'on retrouve la plus grande partie des caractères qui caractérisent le fossile: (1) vertèbres présacrées procoeles, avec un arc neural et un centrum plus ou moins allongés, un cotyle étiré en demi-lune et des processus transverses aplatis dorso-ventralement (caractères que l'on trouve par exemple chez l'espèce africaine B. regularis et chez B. viridis, mais qui manquent chez B. bufo et B. calamita où les vertèbres sont plus courtes, le condyle et le cotyle moins étirés latéralement, surtout chez B. bufo, et les processus transverses le plus souvent cylindriques); (2) vertèbre sacrée procoele, avec deux condyles postérieurs bien individualisés (ce caractère le distingue de B. calamita, où les condyles sont partiellement fusionnés), centrum robuste, présence de fosses dorsales qui semblent n'être ouvertes que latéralement (caractère qui le rapproche de B. viridis); (3) urostyle avec deux cotyles d'articulation sacro-urostylaires, crête dorsale modérément haute, présence de lames horizontales (ce dernier caractère peut être présent chez B. viridis, B. regularis et B. mauritanicus); (4) ilion avec une tubérosité supérieure et une "pars descendens" plus ou moins développées (la présence d'une branche antérieure grêle, et d'une fosse préacétabulaire profonde le rapprochent de B. viridis et de B. regularis). Seule la morphologie de la deuxième vertèbre, et plus précisément celle des processus transverses en lame, le distingue de toutes les espèces de Bufo comparées.

Il s'agit donc, très probablement, d'un représentant du genre Bufo, à l'intérieur duquel B. viridis et l'espèce italienne B. regularis, présentent les plus grandes de ressemblances.

Les Bufonidés dans les gisements européens.-

Les Bufonidés européens, très probablement originaires d'Asie (Sanchiz, 1977b), ne sont présents en Europe à partir du Miocène inférieur, où ils ne sont représentés que par des formes attribuées aux groupes d'espèces actuels: Bufo sp. dans le Miocène inférieur (MN 4a) de Bunol, Valence et (MN 4b) de Saragosse, tous deux en Espagne (Sanchiz, 1977a et b) et Bufo aff. B. viridis dans le Miocène inférieur (MN 4b) de Vieux-Collonges en France (Bailon et Hossini, 1990). Bufo cf. B. viridis serait présent dans le Miocène inférieur de Corcoles en Espagne (Alferez Delgado et Brea Lopez, 1981); si l'attribution à Bufo est bien valable, l'attribution à B. viridis reste à confirmer. Au Miocène moyen, B. bufo est signalé dans le Miocène moyen (MN 6) de Tchécoslovaquie (Sanchiz, 1983), tout comme Bufo cf. B. bufo et Bufo cf. B. viridis (Hodrova, 1988). Cette dernière espèce est aussi signalée dans le Miocène moyen (MN 7 ou 8) d'Escobosa de Calatanazor en Espagne (Bufo cf. B. viridis, Sanchiz, 1977b) et de la Grive-Saint-Alban en France (Bufo aff. B. viridis, Bailon et Hossini, 1990), tandis qu'au Miocène supérieur (MN 12) Bufo cf. B. calamita et Bufo cf. B. bufo sont mentionnés en Espagne (Sanchiz, 1977a et b, 1983).

Au Pliocène, B. bufo est signalé dans le Pliocène supérieur (MN 16) de Tchécoslovaquie (Hodrova, 1981 et 1985), de Pologne (Mlynarski, 1977; Sanchiz in Mlynarski et al., 1984; Mlynarski et Szyndlar, 1989), de Hongrie (Bolkay, 1913) et de Sicile (Vergnaud-Grazzini, 1970). B. viridis est connu dans le Pliocène supérieur (MN 16) de Pologne (Mlynarski, 1977; Mlynarski et Szyndlar, 1989), de Hongrie (Bolkay, 1913) et de Sicile (Vergnaud-Grazzini, 1970). Au Pléistocène, le genre est mentionné dans un très grand

nombre de gisements: B. bufo et B. viridis dans le Pléistocène de Tchécoslovaquie (Hodrova, 1981; 1985), de Hongrie (Bolkay, 1913), de Pologne (Mlynarski, 1977; Mlynarski et Szyndlar, 1989) et de Yougoslavie (Paunovic, 1984 et 1987); B. bufo et B. calamita dans le Pléistocène inférieur et moyen de Montoussé 5 et 3 (Clot et al., 1976a et b), le Pléistocène supérieur d'Angleterre (Holman, 1985, 1987, 1988, 1989; Holman et al., 1988; Holman et al., 1990) et dans un grand nombre de gisements espagnols (Sanchiz, 1977a et b, 1980 et 1987; Bailon, 1986; Lopez-Martinez et Sanchiz, 1981 et 1985, Felix, 1985, entre autres); B. calamita dans le Pléistocène moyen récent de la Fage (Rage, 1972a) et du Pléistocène moyen supérieur de la grotte de Jaurens (Rage, 1979). Les citations de Bufo sp. ou celles provenant des gisements situés dans les îles de la Méditerranée sont omises dans ce travail.

Famille Hylidae Rafinesque, 1815

Introduction.-

Les Hylidés constituent un vaste groupe d'anoures largement répandu et que l'on trouve en Amérique du Nord et du Sud, dans les Antilles, en Europe, en Afrique du Nord, une grande partie de l'Asie et de la région Australo-papoue.

Ce sont de petits anoures, avec de longues pattes postérieures et des pelotes adhésives en forme de disques au bout des doigts et des orteils. Ils constituent le groupe d'anoures globalement le mieux adapté à la vie arboricole.

La famille présente, entre autres, les caractères ostéologiques suivants: (1) prémaxillaire, maxillaire et vomer dentés, à l'exception du genre d'Amérique du Sud, Allophryne; (2) quadrato-jugal parfois absent; (3) vertèbres présacrés procoèles et avec des arcs neuraux généralement courts; (4) atlas non fusionné à la deuxième vertèbre et avec des cotyles largement séparés ventralement; (5) vertèbre sacrée non fusionnée à l'urostyle et avec des apophyses sacrées modérément élargies ou cylindriques; (6) articulation sacro-urostylienne bicondylaire; (7) urostyle dépourvu de processus transverses; (8) côtes absentes; (9) ceinture pectorale arcifère; (10) scapula plus longue que large et non couverte antérieurement par la clavicule; (11) os du tarse réunis à leurs extrémités par du cartilage et (12) élément zonal ossifié (Griffiths, 1963; Lynch, 1973; Trueb, 1973; Gaudin, 1974).

La famille est connue depuis le Paléocène du Brésil (Estes et Reig, 1973), tandis qu'en Europe, où seul le genre Hyla est connu, le premier fossile attribué jusqu'à présent à la famille, provient du Miocène inférieur (MN 4b) de Dolnice en Tchécoslovaquie (Hyla sp.; Hodrova, 1987). Le genre est aussi présent dans le Miocène (probablement Badénien

supérieur, c'est-à-dire Miocène moyen) de Devinska Nova Ves, Tchécoslovaquie (Hyla sp.; Hodrova, 1988), le Miocène supérieur (MN 9) d'Ampudia 8, Espagne (cf. Hyla; Sanchiz, 1981), dans le Pliocène (MN 12/13) d'Ano-Metochi et (MN 14/15) de Spilia en Grèce (Hyla sp.; Sanchiz, 1981), d'Arondelli (MN 16) en Italie (Hyla sp.; Vergnaud-Grazzini, 1970), de Rebielice Krolewskie I et II (MN 16) en Pologne (Hyla sp.; Sanchiz et Mlynarski, 1979b; Mlynarski et Szyndlar, 1989), et de Ivanovce en Tchécoslovaquie (Hodrova, 1981). Le Pléistocène moyen d'Aridos-1, Espagne (Sanchiz et Sanz, 1980), de la Fage en France (Rage, 1972a) et de la grotte de Cudmore, Angleterre (Holman et al., 1990) et le Pléistocène supérieur d'Espagne (Sanchiz, 1977a; Felix, 1985), d'Allemagne de l'Est (Böhme, 1983), de Pologne (Sanchiz et Szyndlar, 1984), d'Italie (Kotsakis, 1977), de Yougoslavie (Paunovic, 1984) et d'Angleterre (Hallok et al., 1990) ont aussi fourni des fossiles appartenant à ce genre.

Actuellement seul le genre Hyla, avec deux espèces (H. arborea et H. meridionalis, non différenciables du point de vue ostéologique), est présent en Europe.

Genre Hyla Laurenti, 1768.

Hyla sp.

Matériel et localités.-

- Grotte du Lazaret, sol 2b (Pléistocène moyen/Holocène) et dans les couches remaniées (subactuelles), Alpes-Maritimes, France: trois ilions, une vertèbre présacrée et une vertèbre sacrée (IPH).

- Abri de la Citoyenne, Lourdes, Pléistocène supérieur/Holocène (couche remaniée), Pyrénées-Orientales, France: un ilion (Coll. Clot).

Descripton et discussion.-

(A) Vertèbre présacrée (Fig. 25, A).-

La vertèbre est procoele. L'arc neural, court, échancré antérieurement et postérieurement, ne possède pas de neurépine. Les pré- et les postzygapophyses, bien individualisées de l'arc neural, montrent des surfaces articulaires allongées antérieurement et postérieurement respectivement. Le centrum est réduit et peu individualisé, le cotyle et le condyle sont petits et aplatis dorso-ventralement et les apophyses transverses, situées entre les pré- et les postzygapophyses sont minces, légèrement aplaties et modérément dirigées vers l'avant (cette orientation correspond, chez les espèces européennes actuelles, à celle que présente la sixième vertèbre).

Ce type de vertèbres est présent, parmi les anoures européens actuels, chez Hyla et les Rana de petite taille; néanmoins, chez Rana, la vertèbre a un arc neural plus large, la neurépine, bien que parfois très basse, est toujours présente, les pré- et les postzygapophyses sont moins individualisées et leur surface articulaire est plus élargie transversalement que dans le fossile et Hyla.

(B) Vertèbre sacrée (Fig. 25, B).-

La vertèbre est procoele, avec un cotyle antérieur et deux condyles postérieurs bien différenciés et bien visibles en vue dorsale. La neurépine est réduite à deux branches divergeant latéralement et formant un relief transversal dans la partie postérieure de l'arc neural. Les apophyses sacrées s'élargissent modérément.

Ce type de morphologie est présent chez Hyla et chez Bufo bufo; cependant, chez B. bufo, le centrum est plus court, les condyles postérieurs sont peu visibles en vue dorsale, et les apophyses sacrées sont plus larges et plus robustes à leur base que chez Hyla et le fossile.

(C) Ilions (Fig. 25, C).-

Les ilions ne possèdent pas d'aile dorsale, de fosse supracétabulaire et préacétabulaire. La tubérosité supérieure, globuleuse et recourbée vers l'extérieur, se situe juste sur le bord dorsal de la cavité acétabulaire. La "pars ascendens" est courte et la "pars descendens", très élargie antéro-ventralement, forme avec la branche antérieure ("pars cylindriformis") un angle nettement supérieur à 90°.

Parmi les anoures européens, seul le genre Hyla montre un ensemble de caractères qui correspond à celui des fossiles.

Considérations écologiques et conclusions.-

Dans les différents gisements étudiés, les Hylidés ne sont présents que dans des couches subactuelles. L'absence de ce groupe d'anoures dans des couches plus anciennes (Plio-Pléistocènes), ne peut pas être considérée comme une absence réelle; les éléments squelettiques des Hylidés, très fragiles, ne se trouvent que très rarement dans les différents gisements européens.

La morphologie générale des éléments osseux attribués à cette famille, correspond bien à celle que l'on trouve chez les représentants actuels des Hylidés en Europe, c'est-à-dire, le genre Hyla (= groupe d'espèces Hyla arborea) sans qu'aucune différence spécifique puisse être réalisée.

Le genre Hyla n'est connu en Europe que par deux espèces: H. arborea, largement répandue au centre et au sud de ce continent (mais absente dans les îles britanniques, le sud et le sud-est de la France, et le sud et l'est de l'Espagne), en Asie et dans le nord-ouest de l'Afrique, et H. meridionalis, avec une aire de répartition plus restreinte, que l'on trouve dans le sud et le sud-est de la France, dans le nord-ouest d'Italie et dans les îles Baléares.

De mœurs crépusculaires et nocturnes, les espèces européennes habitent dans les biotopes riches en végétation, autour des étangs, marécages et dans les lisières des forêts, prairies humides et roselières.

Les gisements de la grotte du Lazaret et, surtout, celui de l'Abri de la Citoyenne, sont compris dans l'aire de répartition de H. meridionalis et non de H. arborea. Il pourrait s'agir donc d'éléments osseux appartenant à H. meridionalis.

Famille Ranidae Rafinesque-Schmaltz, 1814.

Sous-Famille Raninae Rafinesque-Schmaltz, 1814

Les Ranidés constituent une grande famille, avec environ 600 espèces regroupées en 40 genres, qui peuple les régions tempérées et chaudes de la majeure partie du globe (à l'exception de Madagascar, la Nouvelle-Zélande, l'Australie et du sud de l'Amérique latine). Les principaux caractères qui différencient la famille sont les suivants: (1) colonne vertébrale diplasiocoele (= vertèbres 2 à 7 procoeles, vertèbre présacrée biconcave et vertèbre sacrée biconvexe) et avec un arc neural court et non imbriqué; (2) atlas non fusionné à la deuxième vertèbre et muni de deux cotyles antérieurs bien séparés l'un de l'autre; (3) vertèbre sacrée non fusionnée à l'urostyle et portant des apophyses sacrées généralement cylindriques ou faiblement dilatées; (4) articulation sacro-urostylienne du type bicondylaire; (5) processus transverses de l'urostyle absents; (6) adultes et subadultes dépourvus de côtes; (7) ceinture scapulaire du type firmisterne; (8) scapula non couverte antérieurement par la clavicule; (9) élément prézonal présent, élément postzonal presque toujours présent, élément zonal la plupart du temps ossifié et omosternum généralement ossifié; (10) os du tarse reliés par du cartilage seulement; (11) maxillaire muni ou non de dents; (12) langue présente; (13) organe de Bidder absent (Nicholls, 1916; Griffiths, 1963; Lynch, 1973).

Les plus anciens représentants fossiles de la famille sont connus dans l'Eocène supérieur de France (Sanchiz, 1983; Rage, 1984c). Parmi les différents gisements du Plio-Pléistocène étudiés dans ce travail, seul les Raninés, et plus précisément le genre Rana, semblent être représentés.

Genre Rana Linné, 1758.

Le genre Rana, avec plus de 200 espèces, constitue le genre le plus abondant et le plus cosmopolite parmi les Ranidés. Sa distribution actuelle correspond à celle déjà signalée pour la famille en général. En Europe, le genre est représenté par onze espèces distribuées en deux groupes: (1) les grenouilles rousses (R. arvalis, R. dalmatina, R. graeca, R. iberica, R. latastei, R. macrocnemis, R. italica et R. temporaria) et (2) les grenouilles vertes (R. esculenta, R. lessonae, R. ridibunda et R. perezi). R. lessonae, R. ridibunda et R. perezi (cette dernière il y a encore peu de temps était considérée comme une sous-espèce de R. ridibunda) constituent trois espèces à part entière alors que R. esculenta est issue de l'hybridation entre R. lessonae et R. ridibunda; l'ensemble de ces trois dernières constituant un synklepton (sensu Dubois et Günther, 1982). R. catesbiana, originaire d'Amérique, a été importée dans la plaine du Pô vers les années 40.

Du point de vue ostéologique, le genre Rana, au moins ses représentants européens, présente les caractères suivants: (1) prémaxillaire et maxillaire dentés et dépourvus d'ossification dermique; (2) colonne vertébrale diplasiocoele, avec un arc neural court et un centrum peu individualisé; (3) vertèbre sacrée avec des apophyses sacrées cylindriques; (4) articulation sacro-urostylienne condylienne; (5) urostyle avec une crête dorsale haute et longue; (6) coracoïde avec une "pars epicoracoidalis" nettement plus large que la "pars glenoidalis"; (7) scapula allongée et avec un processus glénoïdal détaché vers l'arrière de l'os; (8) diaphyse humérale droite, condyle sphérique et situé dans le prolongement de l'axe diaphysaire; (9) aile dorsale de l'ilion présent et prolongée postérieurement par une tubérosité supérieure bien développée, "pars ascendens" courte; (10) crête fémorale absente ou à peine ébauchée.

Le genre pourrait être déjà présent en Europe pendant l'Eocène et l'Oligocène inférieur (Sanchiz, 1983).

Matériel et localités.-

Rana temporaria Linné, 1758

- 1969, Rana temporaria, Rage, p. 107-108.
- 1976a, Rana temporaria et Rana cf. temporaria, Clot et al., p. 152 et 158.
- 1976b, Rana cf. temporaria, Clot et al., p. 513.
- 1977a, Rana temporaria, Rage, p. 72-73.
- 1983-1984, Rana temporaria, Rage, p. 15.
- 1984, Rana temporaria, Rage in Clot, p. 47.

- Montoussé 5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France: 13 vertèbres dont trois sacrées; 9 urostyles; 19 humérus dont deux de mâles; 22 ilions; 2 fragments de tibio-fibulas (Coll. A. Clot).
- Montoussé 3, Pléistocène moyen, Hautes-Pyrénées, France: 7 humérus et 4 ilions (Coll. A. Clot).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: 3 sphénethmoïdes; 4 angulaires s.l.; 86 vertèbres dont 10 sacrées; 28 scapulas; 40 coracoïdes; 65 humérus; 150 ilions; 43 urostyles et un nombre indéterminé de fémurs, tibio-fibulas et radius-ulnas (IPH).
- Grotte de la Carrière, Gerde, Pléistocène supérieur, Hautes-Pyrénées, France: 2 maxillaires; 12 vertèbres dont trois vertèbres sacrées; 4 coracoïdes; 3 scapulas; 34 humérus; 31 ilions; et un nombre indéterminé de fémurs, tibio-fibulas et radius-ulnas (Coll. A. Clot).

- Grotte du bois du Cantet, Espeche, Pléistocène supérieur (Magdalénien), Hautes-Pyrénées, France: 12 vertèbres dont 3 sacrées; 6 coracoïdes; 10 scapulas; 20 humérus; 4 urostyles; 18 ilions et nombreux fragments de fémurs, tibio-fibulas et radius-ulnas (Coll. A. Clot).

- La Combe-Grenal, Pléistocène supérieur (Riss III-Würm II), Dordogne, France: environ 30 vertèbres dont 10 sacrées; 17 scapulas; 6 coracoïdes; 35 humérus; 13 ilions; 14 fémurs et 20 fragments de tibio-fibulas.

- Gouffre du Mortero, Pléistocène supérieur (probable Würm), Santander, Espagne: 5 vertèbres sacrées; 3 scapulas; 3 coracoïdes; 16 humérus; 4 urostyles; 16 ilions et plusieurs fragments de fémurs, tibio-fibulas et radius-ulnas (Coll. A. Clot).

- Grotte du Noisetier, Pléistocène supérieur (Moustérien), Hautes-Pyrénées, France: 1 coracoïde; 46 humérus; 25 ilions et quelques fragments de fémurs, tibio-fibulas et radius-ulnas (Coll. A. Clot).

- La Roche-Cotard, Pléistocène supérieur (Paléolithique moyen), Indre-et-Loire, France: 1 prémaxillire; 2 sphénethmoïdes; 1 angulaire s.l.; 26 vertèbres dont 4 vertèbres sacrées; 5 urostyles; 6 scapulas; 4 coracoïdes; 6 humérus; 9 ilions; 1 fémur et 1 tibio-fibula.

- Arthez d'Asson, Gouffre PH 3, Pléistocène supérieur-Holocène, Pyrénées-Atlantiques, France: 17 fragments de maxillaire; 8 vertèbres sacrées; 17 urostyles; 23 scapulas dont deux avec la clavicule soudée; 15 coracoïdes; 32 humérus dont 4 de petite taille; 49 ilions dont 7 de petite taille; et un grand nombre de fémurs, tibio-fibulas et radius-ulnas (Coll. A. Clot).

- Grotte de Malarode 1, Pléistocène-Holocène, Hautes-Pyrénées, France: 7 vertèbres dont 2 sacrées; 3 scapulas; 4 coracoïdes; 31 humérus; 14 ilions et un nombre indéterminé de fémurs, tibio-fibulas et radius-ulnas (Coll. A. Clot).

- Les Barthes, Holocène (Néolithique), Hautes-Pyrénées, France: 1 scapula; 1 humérus et un ilion (Coll. F. Juillard).

- Clairveaux-les-Lacs, Holocène, Néolithique moyen, Jura, France: 1 sphénethmoïde; 4 angulaires s.l.; 6 vertèbres dont une vertèbre sacrée; 45 urostyles; 8 scapulas; 11 coracoïdes; 92 humérus; 60 ilions et un grand nombre de fémurs, tibio-fibulas et radius-ulnas.

- Abri de la Citoyenne, Lourdes, remanié, Hautes-Pyrénées, France: 2 humérus et 6 ilions (Coll. A. Clot)

Rana skl. R. esculenta (sensu Dubois et Günther, 1982).

1969, Rana esculenta ou Rana ridibunda, Rage, p. 107-108.

- Mas Rambault, Pléistocène inférieur, Hérault, France: un angulaire s.l., deux urostyles, un coracoïde, un humérus et quatre ilions (USTL et Coll. CHALINE).

- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: 1 angulaire s.l., 3 coracoïdes, 1 humérus et 4 ilions (IPH).

- Font-Juvenal, Holocène: Néolithique ancien-final, Aude, France: un humérus, un ilion et un tibio-fibula (CASR).

- Saint-Paul-trois-Châteaux: Les Moulins, Holocène: Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: 1 sphénethmoïde, 3 angulaires s.l., 2 vertèbres sacrées, 1 urostyle, 2 coracoïdes, 13 humérus, 12 ilions, et quelques fémurs et tibio-fibulas (CAPV).

- Châteauneuf du Rhône: La Roberte, Holocène: Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: un humérus et un ilion (CAPV).

Rana cf. R. dalmatina.

- Balaruc, numéro non précisé, Pléistocène inférieur ou moyen, Hérault, France: deux humerus (UCBL).

Rana sp.

- 1989, cf. Rana, Bailon, p. 11, fig. 2a.
- Sète, Pliocène moyen (MN 15) Hérault, France: un ilion (USTL).
- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16) Catalogne, Espagne: 2 ilions (USTL).
- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 15), Hérault, France: un humerus (USTL).

Description et discussion.-

(1) Prémaxillaire.-

Le prémaxillaire, denté, présente en vue postérieure une lame horizontale bien développée et fortement échancrée par un "sinus semicircularis" (sensu Bolkay, 1919) profond et en angle aigu. La "pars facialis" constitue un processus dorsal légèrement incliné latéralement et fortement convexe en vue antérieure. La "pars palatina" et la "pars maxillaris" forment, de chaque côté de l'os, un long processus en pointe, de telle façon que le contact médial avec l'autre prémaxillaire et le contact latéral avec le maxillaire correspondant est large. En vue linguale, la rangée dentaire occupe toute la longueur de l'os. Le "recessus marsupiat" (sensu Bolkay, 1919) est large et peu profond. La morphologie générale de l'os est assez homogène parmi les différentes espèces du genre Rana consultées et l'attribution de cet élément osseux à R. temporaria est

fondée sur le fait qu'il s'agit de la seule espèce du genre Rana trouvée dans le gisement de La Roche-Cotard.

(2) Maxillaire (Fig. 26, A).-

A la différence des représentants du genre Bufo, chez Rana, le maxillaire, tout comme le prémaxillaire, est denté. En vue latérale, la surface de l'os (= "pars palatina") est lisse et dépourvue d'ossification dermique (ce caractère différencie Rana des représentants du genre Pelobates où la "pars palatina" est ornée). La lame antérieure, bien développée, est surmontée par un processus dorsal (= processus frontal) plus ou moins en crochet dont la pointe se dirige antérieurement. Postérieurement, la "pars palatina" se rétrécit de plus en plus et constitue un processus postérieur en pointe. Le processus zygomatique est très petit et le processus palatin manque. Chez Discoglossus et Pelobates, le processus zygomatique est bien développé, tandis que chez Alites, Bombina et Pelodytes, le processus frontal est faiblement développé.

La lame horizontale, légèrement convexe en vue dorsale, est bien développée, surtout antérieurement où elle s'élargit.

Parmi les représentants du genre Rana comparés, les espèces du complexe des grenouilles vertes ont un processus frontal du maxillaire dirigé dorsalement ou postérieurement et, en vue médiale, la rangée dentaire est plus longue que dans le fossile et que chez le groupe des grenouilles rousses. Bien qu'à l'intérieur de ce dernier groupe de grenouilles, la morphologie du maxillaire soit assez semblable, les maxillaires fossiles correspondent bien à celui de l'espèce actuelle R. temporaria.

(3) Fronto-pariétal (Fig. 26, C).-

Il s'agit d'un élément isolé, non fusionné avec son homologue ni avec l'ensemble prootique-exoccipital. Chez les représentants européens du genre Rana, et comme cela est le cas chez le fossile, le fronto-pariétal se caractérise par la présence d'un relief dorsal constitué par une série de "lignes" (= lineas, sensu Böhme, 1977) ou crêtes plus ou moins développées et issues d'un léger bombement (= "eminentia parietalis", sensu Böhme, 1977) situé à la base du "processus prooticalis".

Sur le fronto-pariétal fossile, les "lineas" ou crêtes transverse et prootique sont peu visibles, tandis que la "linea" médiale, légèrement convexe et simple est bien nette. La "linea" occipitale constitue un faible sillon convexe. Le bord médial de l'os possède une série d'indentations dans sa moitié postérieure (= "pars parietalis") et le processus occipital est modérément individualisé.

Parmi les différents représentants européens du genre Rana, l'ensemble des grenouilles vertes possède des fronto-pariétaux plus étroits, surtout au niveau de leur portion frontale, l'ensemble des "lineas" est plus proéminent et l'"eminentia parietalis" occupe une position plus médiale que chez le fossile et que chez le groupe des grenouilles rousses (Böhme, 1977).

Entre les grenouilles rousses comparées avec le fossile, R. latastei possède une région frontale plus allongée et plus étroite; R. iberica a une "linea" ou crête médiale plus convexe latéralement, les "lineas" prootique et transverse sont à peine ébauchées et le sillon occipital, tout comme chez R. dalmatina, est très faible ou inexistant. En plus, chez cette dernière espèce, la région occipitale est plus convexe et la "linea" médiale est bifurquée antérieurement (Böhme, 1977). Chez R. arvalis la portion pariétale du fronto-pariétal présente un bord médial plus irrégulier, avec des indentations osseuses plus marquées et le processus

occipital, moins individualisé que dans le fossile, occupe une position plus latérale. Par contre, chez R. temporaria et R. graeca, la morphologie générale de l'os correspond bien à celle du fossile, néanmoins, chez R. graeca, le sillon occipital est le plus souvent droit et non convexe comme cela est le cas chez le fossile et chez R. temporaria.

(5) Sphénethmoïde (Fig. 26, E; 28, C).-

L'os est plus long que large, avec des processus latéraux faiblement développés, surtout chez R. temporaria, et avec une surface dorsale plane munie d'une "incisure semielliptique" modérément profonde. Les chambres antérieures, peu profondes, manquent d'expansion osseuse du type "sella amplificans". En vue ventrale, l'os est convexe.

Chez l'ensemble des grenouilles rousses, et plus précisément chez R. temporaria, le sphénethmoïde, tout comme cela est le cas des fossiles provenant des gisements de la grotte du Lazaret, la Roche-Cotard et Clairveaux-les-Lacs, est plus court et plus large, avec des crêtes latérales moins développées que chez l'ensemble des grenouilles vertes. A l'intérieur de ce dernier groupe, R. "esculenta", R. ridibunda et R. perezi, possèdent des sphénethmoïdes plus longs et plus rétrécis ventralement que chez R. lessonae.

Le sphénethmoïde provenant du gisement de La Combe-Grenal est attribué à Rana cf. R. lessonae, tandis que celui des Moulins, est considéré comme appartenant à Rana cf. R. "esculenta".

(6) Angulaire s.l. .-

Angulaire, est un terme pris au sens large et désigne l'os qui résulte de la fusion de l'angulaire (sens strict) et du préarticulaire. Chez les représentants européens du genre Rana, tout comme dans les fossiles attribués à ce genre, le processus coronoïde constitue une lame bien

développée, haute et à limite dorsale convexe, de même la crête paracoronoïde est longue et mince. Généralement, l'ensemble des grenouilles vertes a un processus coronoïde plus haut et plus convexe antérieurement que chez les grenouilles rousses.

En vue latérale, et au niveau du processus coronoïde, la surface de l'angulaire qui délimite latéralement le sillon de Meckel, est plus verticale et pourtant plus visible en vue latérale dans le groupe des grenouilles vertes que dans celui des grenouilles rousses.

(7) Vertèbres.-

Chez Rana, les vertèbres dorsales 2 à 7 sont procoeles (caractère qui les différencie de celles des Discoglossidés qui sont opisthocoeles), l'arc neural est court (chez les Discoglossidés, Pelobatidés et Pelodytidés, l'arc est long), le centrum, peu individualisé, possède un cotyle et un condyle relativement petits et aplatis dorso-ventralement et les parois latérales de l'arc neural sont longues et minces. La neurépine, bien que basse et mince, est bien nette et constitue une petite pointe postérieure, plus développée chez le groupe des grenouilles vertes. Chez Bufo, les parois latérales de l'arc neural sont plus courtes et plus robustes et le centrum est mieux individualisé, tandis que chez Hyla, la neurépine est à peine ébauchée. Chez Rana, la huitième vertèbre (= vertèbre présacrée) possède un centrum biconcave.

La vertèbre sacrée (Fig. 26, F; 28, D) possède une face antérieure du centrum convexe et des apophyses sacrées cylindriques et modérément robustes. Chez R. temporaria, ces apophyses sacrées se dirigent plus postérieurement que dans le complexe des grenouilles vertes (Hallock et al., 1990). Deux condyles postérieures, bien individualisés l'un de l'autre, constituent l'articulation sacro-urostylaire.

En vue dorsale, la neurépine constitue deux crêtes transverses qui atteignent, de chaque côté, la base des apophyses sacrées. Les crêtes transverses sont généralement plus développées et plus antérieures dans le complexe des grenouilles vertes que dans celui des grenouilles rousses.

(8) Urostyle (Fig. 26, B).-

Il s'agit d'un os allongé, muni d'une crête dorsale haute et longue et de deux cotyles antérieures, plus ou moins circulaires et bien séparés l'un de l'autre. Le canal neural est haut, généralement plus large chez R. temporaria que chez le groupe des grenouilles vertes.

(9) Scapula (Fig. 26, D).-

Il s'agit d'un os aplati et allongé, avec une surface articulaire glénoïde bien délimitée, s'étendant sur l'apophyse glénoïde mais pas sur l'apophyse acromiale. En vue externe (= dorsale), l'apophyse glénoïde reste partiellement cachée par l'apophyse acromiale, le "sinus interglénoïdalis" n'étant donc pas visible. Sur la face interne, la crête glénoïde, toujours présente, est courte chez les grenouilles vertes, tandis que chez les grenouilles rousses elle s'incurve avant d'arriver au bord antérieur de l'os et constitue une crête longitudinale généralement bien développée. Une petite fosse supraglénoïdale est le plus souvent présente chez les grenouilles vertes.

(10) Coracoïde (Fig. 26, G).-

Chez Rana, le coracoïde se caractérise par la présence d'une "pars epicoracoidalis" aplatie latéralement et nettement plus large que la "pars glenoidalis". Chez les grenouilles vertes, le cou du coracoïde est généralement plus mince et plus long et le bord antérieur est plus convexe que chez R. temporaria.

(11) Humérus (Fig. 27: B,C,D; 28: A,B; 29: B).-

L'humérus constitue un des éléments osseux les plus caractéristiques du genre Rana. Sa diaphyse, droite, porte une crête ventrale bien développée, la crête paraventrals étant absente ou parfois à peine ébauchée. Le condyle, circulaire et bien ossifié, se situe dans le prolongement de l'axe diaphysaire. La fosse cubitale est modérément profonde, bien limitée médialement (= côté ulnaire) et parfois légèrement ouverte du côté latérale (= radial). L'épicondyle ulnaire, modérément développé, ne dépasse pas la limite postérieure du condyle, et l'épicondyle radial, très peu développé, porte, le plus souvent, une crête radiale réduite. Chez les humérus appartenant à des individus mâles, le développement et la disposition de la crête mésiale peut constituer un caractère de différenciation entre les deux groupes de grenouilles européennes. Ainsi, chez le groupe des grenouilles vertes, la crête mésiale, modérément haute et robuste, s'oriente mésialement, tandis que chez les grenouilles rousses, la crête mésiale remonte plus haut sur la diaphyse s'incurvant alors sur le plan dorso-ventral. Comme la crête mésiale, la crête radiale est aussi plus développée et plus incurvée sur le plan dorso-ventral que chez les grenouilles vertes. Les proportions relatives de la diaphyse peuvent aussi constituer un éventuel critère de différenciation. Ainsi, chez les grenouilles rousses, les diaphyses sont proportionnellement plus minces, surtout distalement et plus allongée que chez l'ensemble des grenouilles vertes.

Chez les deux espèces de grenouilles rousses signalées dans les différents gisements étudiés, l'humérus attribué à Rana cf. R. dalmatina diffère de ceux attribués à R. temporaria par sa plus petite taille, et par la présence d'une diaphyse plus robuste distalement et d'un condyle plus réduit que chez cette dernière espèce.

(12) Radius-ulna.-

Cet os unique, résultant de la fusion des deux os de l'avant-bras (radius et ulna), présente une morphologie assez homogène parmi les différents anoures européens et sa détermination reste délicate, même au niveau générique. Chez Rana, l'os est modérément élancé, avec une portion distale légèrement plus large que la portion proximale. Le col est long et relativement mince. La fosse radiale est le plus souvent présente et la crête radiale manque presque toujours.

(13) Ilion (Fig. 27, E; 28, E; 29: A,C,D).-

Chez Rana, l'aile dorsale de l'ilion est toujours présente (plus haute et plus développée chez les grenouilles vertes) et sa portion postérieure, épaissie, constitue la tubérosité supérieure, généralement plus globuleuse chez les grenouilles vertes que dans l'ensemble des grenouilles rousses. Chez R. temporaria, l'aile dorsale, très incurvée médialement, reste presque toujours basse (R. temporaria parvipalmata, présente des ailes dorsales plus hautes que tout l'ensemble des sous-espèces de R. temporaria). Chez R. dalmatina et surtout chez le groupe des grenouilles vertes, l'aile dorsale est haute et bien développée. Cependant, chez R. dalmatina, la tubérosité supérieure est moins proéminente que chez les grenouilles vertes et l'angle existant entre la limite postérieure de la tubérosité supérieure et la limite dorsale de la "pars ascendens" est plus ouvert.

la "pars ascendens" est courte et la "pars descendens" modérément développée. R. arvalis est l'espèce chez qui la "pars descendens" est le moins développée (Holman, 1987). La fosse supracétabulaire, le plus souvent présente, est plus profonde chez l'ensemble des grenouilles vertes. La fosse préacétabulaire manque le plus souvent ou est à peine ébauchée.

En vue postérieure, la morphologie de la jonction ilio-ischiatique peut constituer un éventuel critère de différenciation des deux groupes de grenouilles européennes. Ainsi, chez les grenouilles rousses cette jonction est moins haute que chez les grenouilles vertes (Bohme, 1977).

Parmi les représentants du groupe des grenouilles vertes, R. lessonae possède des ilions avec une tubérosité supérieure plus développée et plus aplatie latéralement, et situé au-dessus du bord antérieur de la cavité acétabulaire, tandis que chez R. "esculenta" et chez R. ridibunda, la tubérosité supérieure, moins globuleuse, se situe devant le bord antérieur de cette cavité acétabulaire (Bohme et Günther, 1979).

(14) Fémur (Fig. 27, A).-

Il s'agit d'un os long et sigmoïde où la crête fémorale manque. Chez les grenouilles rousses, le fémur est proportionnellement plus long, plus élancé et plus mince que chez les grenouilles vertes.

(15) Tibio-fibula.-

Comme cela est le cas pour les fémurs, l'ensemble des grenouilles rousses a des tibio-fibulas proportionnellement plus longs et plus minces (surtout dans leur région médiane) que chez les grenouilles vertes où cette région est légèrement plus courte et plus robuste.

Détermination de l'âge chez quelques fémurs
attribués à R. temporaria.-

Chez les animaux hétérothermes, la croissance osseuse est discontinue et présente des poussées saisonnières annuelles pendant lesquelles se produit une croissance importante de l'os, intercalées entre des périodes de croissance très réduite ou nulle, bien distinctes sous forme de lignes d'arrêt de croissance (LAC, Castanet, 1975), observées sur des coupes

transversales d'os longs. Leur dénombrement nous permet ainsi d'évaluer directement l'âge des individus au sein d'une population. En paléontologie, où les éléments osseux sont presque toujours isolés et mélangés avec ceux d'autres espèces, cette méthode est subordonnée à la possibilité ou non de déterminer l'espèce à laquelle ils appartiennent (chez les anoures, la morphologie des différents os longs est assez homogène et la détermination au niveau spécifique reste très délicate, voire parfois impossible; ainsi, l'attribution de la plupart des os longs à une espèce dans un gisement, repose sur la présence d'autres éléments osseux de détermination aisée).

Seules deux populations fossiles (Clairveaux-les-Lacs et Arthez d'Asson) attribuées à R. temporaria répondent à ces conditions. L'élément choisi est le fémur, au nombre de 15 et 11 respectivement pour chaque population. L'interprétation des différentes coupes repose sur les travaux déjà effectués sur des populations actuelles de R. temporaria (Smirina, 1972; Gibbons et McCarthy, 1983; Guyétant et al., 1984; Ryser, 1988). Les résultats obtenus sont les suivants:

(1) La résorption endostéale, visible à la périphérie de la cavité médullaire, si elle est présente, n'est pas suffisamment importante pour effacer la première LAC. De même, le dépôt d'os endostéal (= tissu lamellaire) est faible ou inexistant.

(2) L'âge individuel oscille entre 2 ans pour les individus les plus jeunes et 4 ans et demi pour les plus âgés pour la population de Clairveaux-les-Lacs et entre 2 ans et 5 ans et demi pour ceux d'Arthez d'Asson, avec une zone de croissance plus importante entre le premier et le deuxième hiver dans la population de Clairveaux-les-Lacs.

(3) La structure du tissu osseux déposé entre deux LAC est très homogène et du type os à fibres parallèles dans les fémurs provenant d'Arthez d'Asson, tandis que dans la population de Clairveaux, les fibres ont une disposition légèrement plus désordonnée et des changements

brusques de structure sont parfois observables dénotant, très probablement, une vitesse de dépôt d'os périostique plus élevée dans cette dernière population où les fibres n'ont pas eu le temps de se disposer parallèlement comme c'est le cas de la population d'Arthez d'Asson.

Les Ranidés dans les gisements d'Europe occidentale

La famille des Ranidae est déjà représentée dans la région considérée depuis l'Eocène supérieur de France (Sanchiz, 1983; Rage, 1984c). Au Miocène, Rana pueyoi, considérée comme un représentant du complexe des grenouilles vertes, est signalée dans presque tout le Miocène d'Espagne (Sanchiz, 1977a), tandis que d'autres Ranidés, apparentés au synklepton R. esculenta sont présents, au moins, depuis le Miocène inférieur (Alferez Delgado et Brea Lopez, 1981; Sanchiz, 1983; Hossini, travail en cours). Néanmoins, jusqu'à présent, il n'a pas été possible de distinguer les espèces, et il n'est pas démontré que ces formes du Miocène correspondent à des espèces actuelles (Bailon et al., 1988).

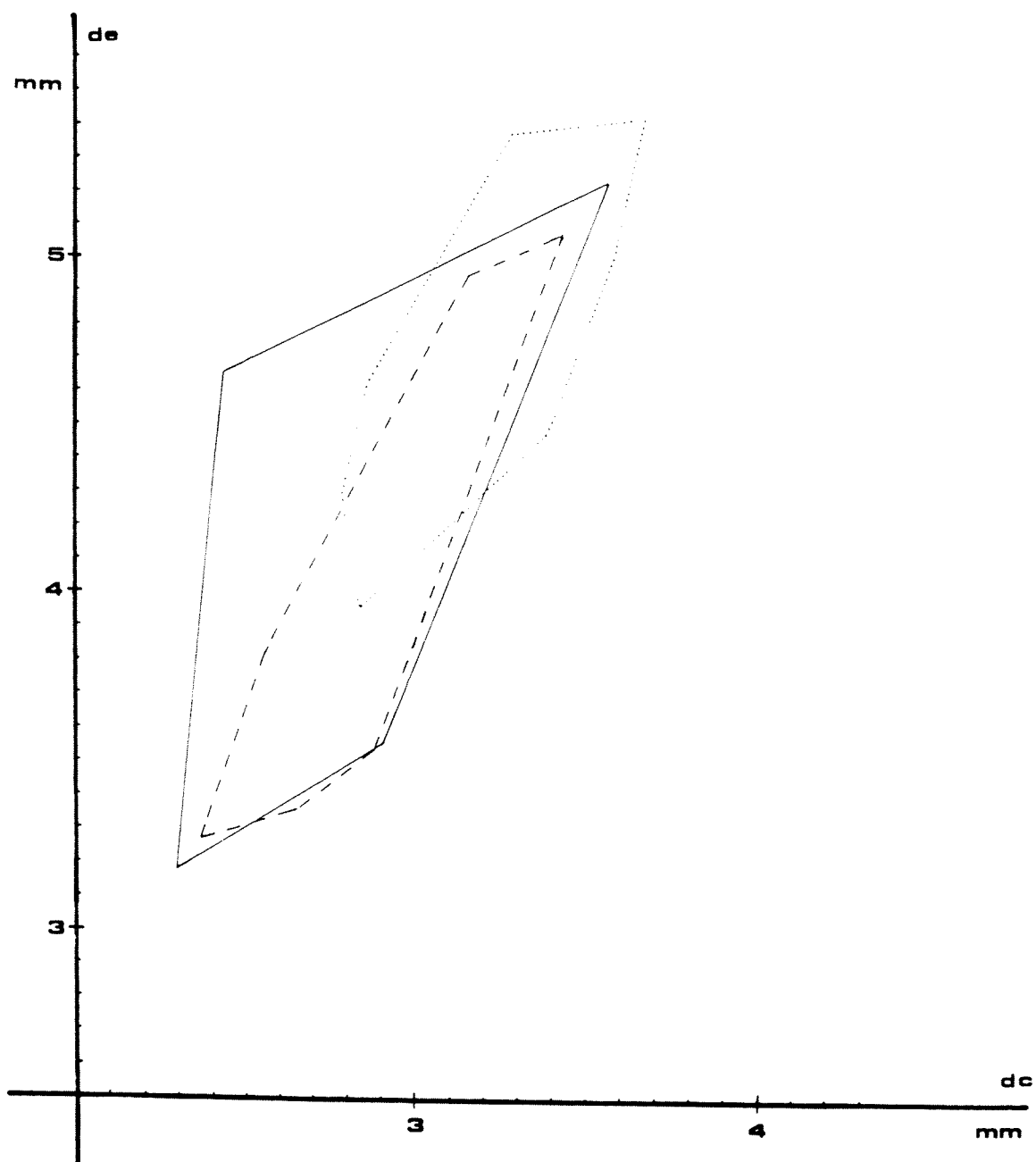
Au Pliocène, Rana sp. est signalée dans les gisements de Gorafe I (MN 14), el Arquillo II (MN 14 ou 15) et du "Cerro de los Espejos" (MN 15) tous les trois en Espagne (Sanchiz, 1977a) et cf. Rana est citée dans le gisement de Balaruc II (MN 16) en France (Bailon, 1989).

Pendant le Pléistocène, le nombre de gisements où le genre Rana est mentionné, est assez élevé: R. ridibunda dans le Pléistocène moyen de Aridos I, Madrid (Sanchiz et Sanz, 1980) et du Rincon de la Victoria, Malaga (Sanchiz 1977a) tous deux en Espagne, et de la grotte du Lazaret, Alpes-Maritimes (Rana esculenta ou Rana ridibunda, Rage, 1969) en France, et dans le Pléistocène supérieur de Cueva Hora (Bailon, 1986) et de la dépression de Guadix-Baza (Felix et Montori, 1987) tous deux à Grenade,

Espagne; Rana temporaria dans le pléistocène inférieur de Montoussé 5, Hautes-Pyrénées (R. cf. temporaria, Clot et al., 1976a et b), dans le Pléistocène moyen de Montoussé 3, Hautes-Pyrénées (R. temporaria, Clot et al., 1976a et b) de la Fage, Corrèze (R. temporaria, forme mehelyi, Rage, 1972a) où ce même auteur signale aussi la présence de R. arvalis et R. aff. dalmatina, et de la grotte du Lazaret (Rage, 1969), ainsi que dans un grand nombre de gisements du Pléistocène supérieur d'Espagne et de France (Rage, 1977a, 1979, 1983-84; Sanchiz, 1977a, 1980; Felix, 1985; Bailon et al., 1988, entre autres). La présence de Rana aff. R. temporaria dans le Pléistocène supérieur de Cueva-Hora en Espagne (Bailon, 1986) nécessite une confirmation.

Bolkay (1911) et Fejervary (1916) signalent la présence de Rana mehelyi dans les gisements du Pléistocène de Puskaporos et de Beftia. Ces deux auteurs considèrent que cette espèce est proche de l'actuelle R. temporaria dont elle se distinguerait par une plus grande taille, ainsi que par la présence de crêtes et d'insertions musculaires plus développées. Rage (1972a) dans son article concernant les amphibiens de la Fage, signale la présence d'éléments osseux à morphologie typique de R. temporaria, d'autres à morphologie R. mehelyi et d'autres à morphologie intermédiaire. Cet auteur conclut que R. mehelyi n'est pas une espèce distincte de R. temporaria, mais qu'il s'agit plutôt d'une forme de R. temporaria qui pouvait atteindre une taille plus grande que celle des individus actuels. Une révision du matériel attribué par Bolkay et Fejervary à R. mehelyi, tout comme une étude ostéologique approfondie comportant des populations différentes de l'actuelle R. temporaria permettra, peut-être, d'élucider s'il s'agit bien d'une espèce différente ou bien de variations morphologiques, comme semble l'indiquer le matériel de la Fage, au sein de R. temporaria.

Dans quelques uns des gisements étudiés, un grand nombre d'éléments osseux (des humérus appartenant à des individus mâles principalement) montrent des caractères de cette forme "mehelyi", c'est-à-dire, avec des crêtes et des insertions musculaires fortement développées. Cependant, si nous comparons la variation de l'indice de (= largeur maximale de l'épiphyse distale) en fonction de l'indice dc (= diamètre du condyle), (graph. 1) nous observons, qu'au moins pour les humérus des gisements de Clairveaux-les-Lacs et de la grotte du Lazaret, la valeur des mesures est légèrement inférieure à celle de la Fage, et est semblable à celles des représentants actuels.



Graph. 1.- *Rana temporaria*, variation de l'indice d_e en fonction de l'indice d_c .

— Clairvaux
 - - - Lazaret
 La Fage

Classe Reptilia McCartney, 1802

Ordre Amphisbaenia Gray, 1844

Introduction.-

Les Amphisbaeniens, aussi appelés "lézards-vers", constituent un groupe de Reptiles hautement spécialisé. Ils sont adaptés à un mode de vie presque exclusivement souterrain, ne se rencontrant que très rarement en surface. Leur corps est allongé, vermiforme, marqué par des sillons disposés en anneaux et pratiquement toujours dépourvu de membres (seul Bipes, d'Amérique Centrale, possède une paire de membres, il s'agit des membres antérieurs). La tête et la queue sont difficilement discernables, la première est petite, peu différenciée du corps et a des yeux très réduits; la queue est courte. La longueur du corps varie entre 10cm et 75cm, mais le plus souvent entre 15cm et 35cm.

Ils constituent, généralement, un groupe d'animaux fouisseurs-foreurs (sensu Gasc, 1974), se nourrissant principalement d'invertébrés, surtout des fourmis et des termites. La biologie reproductrice est très mal connue; il semble que la plupart, y compris la seule espèce européenne Blanus cinereus, soient ovipares et leurs oeufs sont souvent trouvés dans les termitières et les fourmilières. Certains sont ovovivipares.

Actuellement ils sont représentés par environ 140 espèces réparties en quatre familles, Bipedidae, Rhineuridae, Amphisbaenidae et Trogonophidae, distribuées dans les régions subtropicales et tempérées d'Amérique du Nord, Antilles, Amérique du Sud jusqu'en Patagonie, Afrique, Péninsule Ibérique, Arabie et l'Asie de l'Ouest. Il faut ajouter les familles fossiles des Oligodontosauridae du Paléocène supérieur et des Hyporhinidae de l'Oligocène, toutes deux d'Amérique du Nord (Estes, 1983).

La position phylétique de ce groupe parmi les Squamates reste encore incertaine. Une description détaillée de tous les travaux effectués à ce

sujet sort du cadre de mon travail. Néanmoins, il me semble nécessaire, pour pouvoir comprendre la complexité du problème, de mentionner quelques uns des points de vues proposés.

Boulenger (1884), Bogert (1964) et Böhme (1981) suggèrent une relation des Amphisbaeniens avec les Teiids. Dans une optique voisine, Camp (1923) voyait des affinités entre Amphisbaeniens et Scincomorphes; Schwenk (1988), se basant sur la morphologie de la langue, considère que les Amphisbaeniens sont des Scincomorphes et qu'à l'intérieur de ceux-ci ils forment le groupe frère des Teiioidea. Hoffstetter et Gasc (1969), les considèrent comme un sous-ordre séparé à l'intérieur des Squamates. Underwood (1971, in Estes et al., 1988) place les Amphisbaeniens comme groupe frère des Autarchoglossa (sensu Camp, 1923). Gans (1978) suggère que les Amphisbaeniens, Sauriens et les Serpents forment trois groupes monophylétiques parmi les Squamates, Amphisbaeniens et Sauriens constituant le groupe frère des Serpents, tandis que Rage (1982) les considère comme étant le groupe frère des Serpents. Estes et al., (1988) préfèrent laisser les Amphisbaeniens tout, comme les Dibamidés et les Serpents, comme étant "incertae sedis" parmi les Scleroglossa (sensu Estes et al., 1988). Ainsi, comme nous pouvons le constater, seule l'inclusion des Amphisbaeniens parmi les Squamates est acceptée par la plupart des auteurs.

Un total de 42 synapomorphies est utilisé par Estes et al. (1988) pour caractériser les Amphisbaeniens dont, seules les suivantes constituent des autopomorphies pour ce taxon. (1) Crâne très solide où les os antérieurs présentent de complexes interdigitations entre eux; (2) dent médiale du prémaxillaire élargie; (3) autotomie caudale présente dans une seule vertèbre; (4) glandes linguales absentes; (5) présence de muscles vertebrocutaneus; (6) poumon gauche dominant; (7) reins non connectés au mésentère dans la cavité coelomique; (8) îlots de Langerhans avec 70% de cellules beta et 30% de cellules alfa et (9) arc aortique gauche dominant.

Comme nous pouvons le constater, seules deux d'entre elles, la première et la deuxième, peuvent être utilisées pour la reconnaissance du matériel fossile. Les 33 autres synapomorphies sont partagées avec les différents groupes de Scleroglossa.

Néanmoins, comme nous le verrons postérieurement, les Amphisbaeniens, et plus concrètement ceux qui ont été étudiés dans notre matériel fossile, présentent un ensemble de caractères ostéologiques qui les distingue facilement des autres Squamates.

Les fossiles attribués aux Amphisbaeniens sont rares, le genre Oligodontosaurus du Paléocène supérieur des Etats Unis étant le plus ancien fossile attribué à ce taxon (Estes, 1983).

En Europe, le groupe est connu depuis l'Eocène inférieur de Belgique ("Amphisbaenien indéterminé"; Hecht et Hoffstetter, 1962) et de Condé-en-Brie en France (Amphisbaenidae indéterminé; Augé, sous-presse). Le genre fossile "Omoiotyphlops", dont l'espèce type "O. edwardsi" (de l'Eocène supérieur ou de l'Oligocène de France et probablement du Miocène français) est basée sur cinq vertèbres en connexion, est considéré comme un nomem dubium (Estes, 1983). "O. gracilis", décrit en fonction de la morphologie du dentaire et des vertèbres, du Miocène inférieur de Tchécoslovaquie semble fortement apparenté à l'actuel B. cinereus (Rocek, 1984). J'utilise le terme "Omoiotyphlops" pour différencier ces fossiles des autres espèces du genre Blanus.

Le genre actuel Blanus, a été mentionné dans l'Eocène supérieur d'Angleterre (Blanus sp., Milner et al., 1982). Dans le Miocène moyen (MN 6) d'Allemagne, B. antiquus, espèce connue seulement à l'état fossile, et fondée sur la morphologie du dentaire, du maxillaire et du prémaxillaire (Schleich, 1985). L'espèce actuelle B. cinereus, est présente dans le Pléistocène supérieur d'Espagne (Lopez Martinez et Sanchiz, 1981).

Le genre Palaeoblanus du Miocène inférieur et probablement aussi de l'Oligocène d'Allemagne est connu par une seule espèce, P. tobieni (Schleich, 1988).

D'autres travaux, font mention de la présence d'Amphisbaeniens, la détermination n'ayant pas dépassé le niveau de l'ordre ou de la famille: Amphisbaenien indéterminé de l'Eocène de Suisse (Hoffstetter, 1962), Amphisbaenidae indét. de l'Eocène supérieur du Breton, France (Rage, 1988), Amphisbaenidae indét. du Miocène inférieur d'Espagne (Alferez Delgado et Brea Lopez, 1981), du Pliocène de Sardaigne (Pecorini et al., 1974) et Amphisbaenia indét. du Miocène espagnol (Crusafont et Villalta, 1952).

Famille Amphisbaenidae Gray, 1865.

Genre Blanus (Wagler, 1830).

Blanus cinereus (Wagler, 1830).

Matériel et localités.-

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: 11 dentaires, 6 maxillaires, 3 prémaxillaires, 1 nasal droit, 2 axis, 13 vertèbres cervicales, 210 vertèbres dorsales, 4 vertèbres cloacales, 11 vertèbres caudales et 2 côtes (USTL).

- Seynes, Pliocène supérieur (MN 16), Gard, France: 2 dentaires et 20 vertèbres dorsales (USTL).

Description.-

(A) Dentaire (Fig. 30: A, B).-

Le dentaire est un os relativement court, dont la longueur, dans notre matériel, varie entre 5mm et 6,25mm. Les dents sont subpleurodontes, non striées, modérément serrées et le plus souvent au nombre de huit (un seul exemplaire provenant des Iles Medas n'en possède que sept). Une petite

séparation peut exister entre la cinquième et la sixième dent et, moins souvent, entre la septième et la huitième. Les deux premières dents sont plus ou moins cylindriques et inclinées vers l'avant, cette inclinaison est aussi manifeste, bien que moindre, sur les trois dents suivantes. Les autres dents sont coniques, avec des bases élargies et bombées. L'extrémité supérieure de chaque dent, constitue une pointe bien développée et dirigée postéro-médialement.

La dent la plus développée est toujours la troisième; suivent la première et la deuxième puis la cinquième, sixième et septième. La quatrième dent et surtout la huitième, quand elle existe, sont les plus petites.

En vue latérale (= labiale), trois foramens labiaux (quatre dans un seul exemplaire) situés à mi-hauteur de l'os sont présents. Normalement ils sont placés sous la première ou entre la première et la deuxième dent, sous la troisième et sous la sixième dent respectivement, bien qu'un léger décalage puisse être observé. Le quatrième foramen, quand il existe, est placé sous la quatrième dent. Les dents dépassent la crête dentaire sur les deux tiers de leur hauteur.

Le bord ventral de l'os est pratiquement droit bien que, sous la troisième dent, il constitue ventralement un petit gonflement qui correspond à la limite postéro-ventrale de la symphyse mandibulaire; il remonte ensuite en se courbant progressivement, jusqu'à atteindre l'extrémité la plus antérieure de l'os.

La crête dentaire est droite entre la quatrième et la huitième dent. Antérieurement, sous la troisième dent, elle se relève et forme un petit ressaut (moins développé sur les dentaires de plus petite taille) qui se prolonge jusqu'à l'extrémité antérieure de l'os. Postérieurement, au niveau de la huitième dent, la crête dentaire s'incline brusquement vers le haut et constitue le bord antérieur du processus coronoïde.

La partie postérieure de l'os présente trois structures bien individualisées. Une structure supérieure, inclinée postéro-dorsalement, plus haute que large et légèrement incurvée postéro-médialement, forme le processus coronoïde du dentaire. Un processus supra-angulaire et un processus angulaire en position ventrale constituent deux pointes postérieures bien différenciées l'une de l'autre et qui dépassent la limite postérieure du processus coronoïde. Le processus supra-angulaire est plus court et, en vue dorsale, il est légèrement orienté médialement par rapport aux deux autres processus. A ce niveau là, la surface latérale du dentaire devient légèrement concave tandis que sur le reste de l'os elle est nettement convexe en coupe transversale. La limite supérieure du processus angulaire forme un biseau. L'incision coronoïde et le sinus supra-angulaire sont bien marqués et modérément profonds, la première étant nettement plus large que le deuxième.

En vue médiale (= linguale), le canal de Meckel est largement ouvert postérieurement, puis il se rétrécit progressivement vers l'avant (sous la cinquième dent dans les pièces où la crête spléniale est présente ou sous la sixième et parfois la septième dent quand cette crête est absente) constituant un sillon étroit et profond qui se prolonge sur la face ventrale de la symphyse mandibulaire.

La lame horizontale est large, surtout dans sa portion centrale. La présence, sous certains spécimens, d'une crête spléniale sur la limite ventrale de la lame horizontale, ne peut pas être établie avec certitude. Bien qu'elle soit probable, sa présence, toujours réduite, ne serait pas constante, tout comme chez l'actuel B. cinereus (obs. pers.). La crête coronoïde (= carina coronoïdea; sensu Fejervary-Langh, 1932) est bien développée. Elle disparaît à la base du processus coronoïde lequel possède une crête verticale robuste correspondant à l'insertion du coronoïde; ce processus se continue ventralement par le septum intramandibulaire (sensu

Estes, 1964) fortement échancré antérieurement et qui possède un bord ventral fusionné à la face médiale du dentaire. Latéralement (= labialement) au septum intramandibulaire, se situe un foramen intramandibulaire (= foramen pour le nerf alvéolaire inférieur; sensu Rocek, 1984), très élargi dorso-ventralement et dans lequel s'emboîte, chez l'actuel B. cinereus, l'extrémité antérieure du supraangulaire (obs. pers.)

Le plateau dentaire est très réduit. Il constitue, vers l'avant et à partir de la sixième ou septième dent, un sillon dentaire étroit et peu profond; à partir de la troisième dent, le sillon devient profond et bien délimité médialement par la portion supérieure de la symphyse mandibulaire plus ou moins ovale et inclinée dans le sens antéro-dorsal/postéro-ventral.

(B) Prémaxillaire (Fig. 30: C).-

Il s'agit d'un os impair dont la limite antérieure décrit un demi-cercle en vue dorsale. Le processus nasal est aplati dorso-ventralement, modérément élargi et dirigé postérieurement.

Les dents, coniques et avec une pointe dirigée postérieurement, sont au nombre de sept, la dent centrale étant plus développée que les autres dont la taille diminue vers l'arrière.

Les processus maxillaires (= processus transverses) semblent être courts et fusionnés aux processus vomériens (= processus palatins) bien développés et séparés par une petite encoche centrale. L'ensemble constitue une "lame horizontale" bien développée.

Deux foramens prémaxillaires sont visibles en vue antérieure; chacun d'entre eux occupe une position latérale à la base du processus nasal. En vue interne, les foramens prémaxillaires se continuent avec deux autres foramens plus hauts et plus rapprochés que les antérieurs et séparés par une carène qui longe la face interne du processus nasal.

(C) Maxillaire (Fig. 30: D, E).-

Le maxillaire, présent seulement dans le gisement des Iles Medas, est un os court et robuste. Il présente quatre dents subpleurodontes et coniques avec des pointes dirigées postéro-médialement.

Le processus préfrontal du maxillaire est subtriangulaire et possède un processus supérieur en pointe dirigée postero-dorsalement et bien individualisé. Un deuxième processus, nettement plus court et plus large, se situe juste en dessous du premier, sur le bord postérieur de la lame. Le processus zygomatique est court et modérément large; chez l'actuel B. cinereus il constitue la limite latéro-antérieure de l'orbite. Ventralement, il est relié au processus postérieur du maxillaire par une lame concave qui constitue la limite postérieure de l'os. Aucune trace d'ossification dermique n'est visible sur le processus préfrontal, lequel possède deux foramens labiaux près de la base des dents, plus un troisième foramen, plus petit que les précédents, situé à la base du processus supérieur.

Le processus antérieur du maxillaire, bien développé, est dirigé antéro-médialement et forme, chez l'actuel, la portion postérieure du plancher de l'orifice nasal externe. En vue dorsale, une encoche en arc de cercle suit le processus antérieur; elle constitue la limite latérale de l'orifice qui donne accès au foramen de l'organe de Jacobson. Postérieurement un petit processus triangulaire délimite cette encoche. Entre ce processus et la lame horizontale, un sillon transversal est bien visible en vue dorsale et médiale. La lame horizontale est robuste et, en vue dorsale, elle se rétrécit progressivement jusqu'à atteindre le processus postérieur du maxillaire.

Le foramen maxillo-prémaxillaire, de petite taille, se situe juste derrière la partie la plus antérieure de la lame verticale. Le foramen maxillaire, bien développé, occupe une position assez postérieure, plus ou

moins à la hauteur de la dernière dent. Le processus postérieur du maxillaire semble être modérément court et en pointe arrondie.

(D) Nasal (Fig 30: F, G).-

Le nasal est un os de petite taille (2,5mm. de longueur maximale) et de forme rectangulaire. Il est caractérisé par la présence, sur sa limite postérieure, d'interdigitations osseuses bien développées qui augmentent considérablement la surface d'union de cet os avec le frontal correspondant et assurent une plus grande consolidation de cette partie du crâne. D'autres interdigitations, bien que moins développées, sont aussi visibles dans la moitié postérieure du bord interne de l'os et qui correspondent à l'union avec le nasal gauche. La surface dorsale de l'os est lisse et dépourvue d'ornementation dermique.

En vue ventrale, une crête transversale divise l'os en deux portions bien différenciées: une portion antérieure que constitue le plafond dermique de la cavité nasale et une portion postérieure qui ferme dorsalement et antérieurement, avec la participation du préfrontal, le bulbe olfactif correspondant.

Les impressions du prémaxillaire et du maxillaire sont peu marquées et les processus prémaxillaire et maxillaire sont partiellement cassés, nous ne pouvons donc connaître leur morphologie.

(E) Vertèbres.-

Pratiquement toute la série des vertèbres (vertèbres cervicales, dorsales, cloacales et caudales) est représentée dans notre matériel, seul l'atlas manque. Une description plus ou moins détaillée de chacune de ces régions peut donc être réalisée.

a) Axis (Fig. 31: A).- Il s'agit d'une vertèbre nettement plus haute que longue. En vue dorsale, l'arc neural présente une forme

subtrapézoïdale. La neurépine est bien présente, sa portion postérieure étant élargie et plate.

En vue latérale, la vertèbre est approximativement deux fois plus haute que longue. Les pédoncules unissant l'arc neural et le centrum sont courts. La neurépine est longue et basse. Le processus odontoïde (centrum de l'atlas fusionné à l'axis) est bien développé et constitue une pointe antérieure émoussée. Une crête, plus ou moins verticale, relie la partie la plus antérieure des postzygapophyses aux synapophyses qui occupent une position centrale. Les prézygapophyses sont absentes; à leur place, une petite pointe antérieure est visible. Le condyle est petit et collé au centrum vertébral.

L'intercentrum 2 (sensu Hoffstetter et Gasc, 1969) ou hypocentrum 2 (sensu Gans, 1960) est petit et vertical. L'intercentrum 3 est bien développé, long, horizontal ou légèrement incliné postéro-ventralement. Une crête ventrale relie ces deux structures. Sur la face dorsale de l'intercentrum 3, une petite échancrure marque l'insertion de la portion la plus antérieure de la face ventrale du centrum de la vertèbre suivante.

En vue ventrale, l'intercentrum 3 présente une forme triangulaire et une carène longitudinale et centrale le relie à l'intercentrum 2. La surface articulaire des postzygapophyses est ovale. En vue postérieure les postzygapophyses sont inclinées vers le haut.

b) Vertèbres cervicales (Fig. 31: B, C).— Elles sont caractérisées par la présence d'une hypapophyse. La neurépine se réduit à un mucron postérieur à surface dorsale plate; le développement de la neurépine est lié à la position vertébrale (elle est d'autant plus réduite que la vertèbre est postérieure).

La vertèbre que je considère comme étant une vertèbre 3, possède de petites synapophyses qui constituent une lame légèrement échancrée postérieurement. Aucune surface d'articulation ne semble être présente sur

ces synapophyses; la présence de côtes libres n'apparaît donc, au mieux, que sur la quatrième vertèbre (caractère présent dans la plupart des Amphisbaeniens; Hoffstetter et Gasc, 1969). L'hypapophyse est bien développée et sigmoïde en vue latérale. Le centrum est convexe en vue ventrale et sur sa face antérieure, une impression correspondant à l'hypapophyse de l'axis est bien visible. Le condyle reste toujours plaqué sur le centrum.

Les autres vertèbres cervicales sont courtes et modérément hautes. L'étranglement interzygapophysaire, bien marqué, se situe juste derrière les prézygapophyses. Les pré- et les postzygapophyses s'inclinent vers le haut et la surface articulaire des premières est ovale et dirigée antéro-latéralement. Les synapophyses, toujours situées sous les prézygapophyses, sont globuleuses et légèrement ovales. Chaque synapophyse est plus ou moins bien entourée par une crête qui peut se prolonger ventralement, jusqu'au foramen subcentral correspondant. La taille des hypapophyses diminue avec la position de la vertèbre. Le nombre total de vertèbres cervicales semble être réduit à 4 ou 5.

c) Vertèbres dorsales (Fig. 31: D, E, F, G).— Elles se caractérisent par l'absence d'hypapophyses. La neurépine est absente ou réduite à un petit mucron postérieur. L'arc neural est aplati dorso-ventralement et présente un étranglement interzygapophysaire toujours bien marqué. Les synapophyses, très antérieures, sont globuleuses, plus ou moins ovales ou circulaires (la forme étant fonction de la position de la vertèbre). Le centrum possède une surface ventrale plate, avec des marges latérales parallèles ou légèrement concaves. Deux foramens subcentraux sont toujours présents.

Les prézygapophyses sont bien développées et, en vue antérieure, inclinées vers le haut. En vue dorsale elles présentent une surface articulaire subcirculaire et dirigée antero-latéralement. Un petit

processus prézygapophysaire dépasse chaque surface articulaire. Les postzygapophyses sont bien développées et leur surface articulaire est ovale. La limite postérieure de l'arc neural est concave; parfois deux petites pointes centrales y sont présentes. Les foramens latéraux n'apparaissent pas toujours; ils occupent une position centrale sous la marge latérale de l'arc neural. Les parois latérales des vertèbres, sont verticales et légèrement concaves. Le condyle et le cotyle sont aplatis dorso-ventralement. Le canal neural est bas et triangulaire en vue antérieure et plus ou moins ovale en vue postérieure.

La longueur des vertèbres dorsales varie en fonction de la position qu'elles occupent dans l'axe vertébral. Les vertèbres antérieures sont toujours les plus courtes.

d) Vertèbres cloacales.- Les vertèbres cloacales, constituent un ensemble de vertèbres modérément courtes et caractérisées par la présence de côtes fusionnées à la vertèbre et avec des extrémités libres bifurquées. Chez l'animal vivant, ces structures, protègent les corps des sacs lymphatiques de cette région et sont appelées lymphapophyses. Ventralement, une paire d'hémapophyses est fusionnée à la région postéro-médiale du centrum vertébral. La neurépine est généralement présente, bien que très réduite et basse. L'arc neural est légèrement plus voûté que dans les vertèbres dorsales.

e) Vertèbres caudales.- Il s'agit de vertèbres plus allongées que les précédentes et dont les processus transverses ou pleurapophyses sont cylindriques, relativement robustes, courtes et dirigées antéro-ventralement. Les hémapophyses sont toujours soudées au centrum. L'arc neural possède généralement une neurépine longue et très basse. Aucune vertèbre présentant un septum d'autotomie n'a été trouvée. Une seule vertèbre autotomique est présente chez l'actuel B. cinereus (obs. pers.).

(F) Côtes.-

Les côtes sont modérément courtes et robustes. Elles présentent une seule surface d'articulation avec la synapophyse correspondante. Le processus postéro-dorsal (= pseudo-tuberculum) est bien développé en pointe émoussée. Le processus antéro-ventral, bien que présent, est très réduit.

Discussion -

Parmi les caractères ostéologiques mentionnés ci-dessus, l'ensemble des caractères suivants permet de caractériser les Amphisbaeniens: dentaire et maxillaire courts, avec un nombre réduit de dents subpleurodontes; crête spléniale réduite ou absente; prémaxillaire avec une dent sagittale plus développée que les autres; nasal avec des interdigitations osseuses pour l'union avec le frontal; vertèbres aplaties dorso-ventralement; neurépine réduite ou absente; absence de structure articulaire du type zygosphène-zygantrum; centrum plat et bien limité latéralement; processus prézygapophysaires présents et vertèbre caudale avec hémaphyses fusionnées au centrum. Bien que ces caractères soient, pour la plupart d'entre eux, partagés avec d'autres groupes de Squamates, cet ensemble permet de reconnaître aisément le taxon *Amphisbaenia* (Hoffstetter et Gasc, 1969; Gans, 1978; Estes, 1983 et Estes et al., 1988).

Parmi les familles fossiles et actuelles, les Oligodontosauridae du Paléocène supérieur des Etats-Unis, différent, entre autres caractères, de notre matériel par la présence de neuf dents sur le dentaire, la première et la dernière étant les plus développées (Estes, 1975). Les Rhineuridae, connus depuis l'Eocène inférieur des Etats-Unis et représentés actuellement par une seule espèce *Rhineura floridana*, se distinguent par la présence de stries longitudinales sur la face dorsale de l'arc neural de la vertèbre (Estes, 1975; 1983). De plus, cette dernière famille a un prémaxillaire avec un nombre réduit de dents (1 à 3 dents) et le dentaire n'a pas de processus coronofide (Gans, 1967; Berman, 1972 et Estes, 1983). Les

Hyporhinidés, connus dans l'Oligocène des Etats-Unis, sont surtout caractérisés par la présence de processus palatins extrêmement longs et dirigés postérieurement sur le maxillaire (Berman, 1972). Les Trogonophidae, actuellement distribués dans le sud de la Méditerranée et dans les régions arabo-africaines (Estes, 1983) se caractérisent principalement par la présence de dents acrodontes (Gans, 1960) et par une tendance à présenter une fusion de la région cervicale (Gans, 1978). Les Bipedidae, représentés actuellement par le genre Bipes du Mexique Central et de Basse Californie, possèdent, au moins, une morphologie de l'axis complètement différente de celle de notre matériel fossile (Hoffstetter et Gasc, 1969).

Seule les Amphisbaenidae présents dans les régions tropicales de l'Ancien et du Nouveau Monde, ainsi que dans la Méditerranée jusqu'à l'Asie Mineure, et plus précisément, comme nous le verrons par la suite, le genre Blanus, présentent un ensemble de caractères ostéologiques qui correspond à celui de notre matériel.

Cette famille, est connue en Europe par deux genres bien différents: Palaeoblanus, de l'Oligocène et du Miocène inférieur d'Allemagne (Schleich, 1988) et Blanus connu depuis l'Eocène supérieur d'Angleterre (Milner et al., 1982). Un troisième, le genre Omoiotyphlops, est considéré comme un nomen dubium (Estes, 1983). D'autre part, si nous considérons l'espèce Omoiotyphlops gracilis du Miocène inférieur, fondée sur la morphologie du dentaire (Rocek, 1984), il faut remarquer qu'elle possède un ensemble de caractères qui correspond bien au genre Blanus. J'utiliserai le terme "Omoiotyphlops" pour différencier ces fossiles (O. gracilis et l'espèce-type O. edwardsi) du reste d'espèces du genre Blanus.

"O." gracilis présente des dentaires de plus petite taille, à dents plus étroites et plus espacées. B. antiquus, semble posséder des dents plus robustes, surtout la quatrième qui est plus développée que dans notre

matériel. En plus, le dentaire figuré par Schleich (1988; fig. 1 et tabl. 1, fig. 7a) présente un processus coronoïde plus étiré postérieurement et en pointe alors que le processus supraangulaire est plus large. La tendance, dans cette espèce, à présenter cinq dents sur le maxillaire, la première étant la plus petite, ne peut pas être considérée comme un caractère spécifique. En effet, chez l'actuel B. cinereus des maxillaires avec cinq dents, dont la première est moins développée, peuvent aussi exister (obs. pers.).

Parmi les espèces actuelles, B. strauchi (présent en Turquie, le long des côtes du Liban et d'Israël et dans l'est de l'Irak; Gans, 1967) possède des dents plus minces et mieux séparées (caractère qui rappelle "B. gracilis") et le processus supra-angulaire semble être absent. Le maxillaire possède un processus antérieur plus long; le nasal est légèrement plus allongé et étroit et le nombre d'interdigitations postérieures semble être plus élevé; les vertèbres cervicales et surtout l'axis, présentent une neurépine plus étroite et des hypapophyses différentes. C'est B. cinereus qui présente une morphologie du dentaire, du maxillaire, du prémaxillaire et des vertèbres correspondant à celle de notre matériel. Le nombre de dents sur le dentaire est variable (7 ou 8) dans l'espèce actuelle; on peut même trouver un dentaire droit avec 7 dents et un dentaire gauche avec 8 dents chez un même individu. D'autre part, Schleich (1988) mentionne la présence d'un prémaxillaire avec un processus nasal étroit chez l'actuel B. cinereus; dans notre matériel de comparaison, le processus nasal de cette espèce, tout comme ceux de notre matériel fossile, est toujours plus large que celui figuré par cet auteur. L'ostéologie des espèces actuelles du Maroc B. mettetalii et B. tingitanus (Busack, 1988) reste encore inconnue. Par des raisons paléobiogéographiques, la formation du détroit de Gibraltar se produit à la limite Miocène-Pliocène (Busack, 1986), j'attribue ce matériel à l'espèce B. cinereus.

Conclusions.-

Les gisements du Pliocène supérieur de Seynes (MN 16) et surtout celui des Iles Medas (MN 16), ont fourni un nombre important d'éléments osseux, de pièces crâniennes entre autres, appartenant à la famille des Amphisbaenidae.

L'étude morphologique des dentaires, maxillaires, prémaxillaires, nasal et des vertèbres, montre qu'ils présentent un ensemble de caractères propre au genre Blanus et correspondant plus exactement à l'espèce actuelle B. cinereus, par ailleurs déjà signalée dans le Pléistocène supérieur du sud de l'Espagne (Sanchiz, 1981). Il s'agit donc, à Seynes et aux Iles Medas des plus anciens représentants de cette espèce décrits jusqu'à présent.

En Europe, l'actuel B. cinereus présente une distribution restreinte aux deux tiers méridionaux de la Péninsule Ibérique (Andrada, 1980). La présence de cette espèce aux Iles Medas et surtout à Seynes, montre qu'elle avait, au moins dans le Pliocène supérieur, une distribution plus large que l'actuelle.

Blanus cf. B. cinereus

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: 2 dentaires, 3 vertèbres cervicales, 110 vertèbres dorsales, 1 vertèbre cloacale, 4 vertèbres caudales et une côte (USTL et UCBL).

Description et discussion.-

Les deux fragments de dentaire sont de très petite taille, le plus grand, dont les processus supra-angulaire et angulaire sont cassés, mesure environ 3mm de longueur.

La morphologie générale de l'os, correspond bien à celle qui a été décrite pour B. cinereus. Néanmoins, quelques différences y sont observables. Les dents, au nombre de sept, sont bien séparées l'une de l'autre. La dent cinq puis la six sont les plus larges et les plus développées, suivent la troisième, la première et la deuxième. La quatrième et surtout la septième sont les plus petites. Le processus coronoïde est moins vertical que dans les dentaires précédents et la crête coronoïde est à peine ébauchée. Malheureusement la partie postérieure est cassée, et la morphologie des processus supra-angulaire et angulaire reste inconnue. La crête spléniale semble être absente. Les vertèbres, tout comme la seule côte présente dans le gisement, possèdent la morphologie typique du genre Blanus et ne nous fournissent aucune information supplémentaire pour la détermination spécifique.

B. antiquus (Schleich, 1985) et B. strauchi possèdent, au moins, une morphologie du processus coronoïde différente de celle de notre matériel. Par contre, "Omoiotyphlops" gracilis (Rocek, 1984) et les jeunes individus de B. cinereus, présentent de fortes ressemblances avec notre fossile. Pour des raisons stratigraphiques et biogéographiques ("O." gracilis étant connu du Miocène de Tchécoslovaquie), je considère, avec quelques réserves, qu'il pourrait s'agir de dentaires appartenant à des individus de petite taille de l'espèce actuelle B. cinereus.

Blanus sp.

Matériel et localités.-

- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: un fragment de dentaire gauche (USTL).

Description et discussion.-

Ce fragment de dentaire (Fig. 32: A), de petite taille, a déjà été décrit par Bailon (1989). Je reprends ici les caractères les plus significatifs. La pièce mesure environ 3,5mm et présente une allure générale caractéristique du genre Blanus. Néanmoins, des différences dans la morphologie des dents par rapport aux dentaires décrits ci-dessus comme B. cinereus et Blanus cf. B. cinereus, sont manifestes. Les cinq premières dents, dont la première et la deuxième sont plus ou moins cylindriques, sont serrées l'une contre l'autre et légèrement inclinées vers l'avant; la sixième, conique et droite, semble être la plus haute et la septième est modérément basse et assez large. La troisième et la cinquième présentent un développement semblable; elles sont coniques, avec des apex en crochet et relativement larges. La quatrième, bien que partiellement cassée, possède une base plus large que la troisième et la cinquième.

Comme nous pouvons le constater, la morphologie des dents est nettement différente de celle qui a été décrite pour Blanus cf. B. cinereus et, à un degré moindre, de celle de B. cinereus. A l'heure actuelle, la variabilité morphologique existant parmi les espèces du genre Blanus reste encore à étudier et avec ce seul fragment de dentaire, sur lequel manque la partie postérieure, je ne peux faire une détermination qu'au niveau générique.

cf. Blanus.

Matériel et localités.-

- Mas Gégéals, Pliocène moyen/supérieur (MN 15-16), Hérault, France: quatre vertèbres dorsales (USTL).
- Balaruc VII, probablement Pliocène supérieur, Hérault, France: une vertèbre dorsale (USTL).

Description et discussion.-

Ces vertèbres montrent le même ensemble de caractères déjà mentionné pour les vertèbres de Blanus cinereus. Néanmoins, l'absence de pièces crâniennes et la morphologie vertébrale ne constituant pas un critère de différenciation fiable parmi les Anphisbaenidés, pour des raisons stratigraphiques et biogéographiques seule une attribution au niveau du genre, bien que toujours incertaine, peut être avancée.

Conclusion générale

Des Amphisbaenidae sont largement représentés dans les gisements du Pliocène moyen et supérieur de Sète (MN 15), Seynes et Balaruc II (MN 16), et Balaruc VII et Mas Gènegals (MN 15-16) en France et Iles Medas (MN 16) en Espagne.

La morphologie des dentaires, maxillaires, prémaxillaires nasal et des vertèbres cervicales de Seynes et des Iles Medas correspond bien à celle de l'espèce actuelle B. cinereus. Il s'agit des plus anciens représentants de cette espèce, laquelle est confinée actuellement dans la Péninsule Ibérique (Busack, 1988). Au Pliocène, cette espèce présentait donc une distribution plus large que l'actuelle.

D'autres restes fossiles appartenant à cette famille sont attribués, avec quelques doutes, à B. cinereus (Sète, MN 15), tandis que le seul dentaire trouvé à Balaruc II semble appartenir au genre Blanus, mais ne peut pas être déterminé au niveau spécifique.

Ordre Sauria McCartney, 1802
Sous-ordre Lacertilia Owen, 1842
Infra-Ordre Iguania Cuvier, 1842
Famille Agamidae Gray, 1827

Introduction.-

Les Agamidés, constituent une famille de lézards très variée, réunissant plus de 300 espèces réparties dans environ 53 genres et dont la plupart n'existent que dans les régions les plus chaudes de l'Afrique (mais pas Madagascar), de l'Australie, du sud de l'Asie et de l'extrême sud-est de l'Europe.

La famille présente une grande diversité de formes dont la morphologie du corps, des membres et de la queue est associée à leur type de locomotion et à leurs adaptations écologiques. Ils peuvent être terrestres, plus ou moins grimpeurs, fouisseurs ou coureurs. D'autres sont arboricoles et plus rarement aquatiques, mais quel que soit leur mode de vie, les membres sont toujours présents et bien développés, et leur queue est généralement longue et dépourvue d'autotomie.

La biologie de ces animaux est variable. Ainsi, ils peuplent les forêts tropicales, les savanes et même les déserts. Ils sont en grande majorité insectivores, d'autres sont semi-herbivores et quelques uns complètement herbivores. La plupart des espèces présentent un comportement social. Exception faite de l'espèce Cophotis ceylanica qui est vivipare et des quelques espèces du genre Phrynocephalus qui sont ovovivipares, les Agamidés sont ovipares.

Du point vue ostéologique, les caractères suivants sont, entre autres, présents chez les Agamidés: prémaxillaires fusionnés; vomer pair; préfrontal absent; maxillaire constituant la plus grande partie du bord

infra-orbitaire; maxillaire et dentaire portant des dents acrodontes sans remplacement, mais l'extrémité antérieure du dentaire et du maxillaire, tout comme le prémaxillaire, possèdent des dents pleurodontes; dents palatines absentes; os splénial réduit, individualisé ou fusionné au dentaire, coronoïde, angulaire ou préarticulaire; canal de Meckel étroit et ouvert; interclavicule et clavicule présentes tout comme les fontanelles sternales; intercentre cervical suturé ou fusionné à la portion antérieure de la vertèbre suivante; centrum vertébral généralement pourvu d'une carene hémale et vertèbres caudales sans plan d'autotomie (Siebenrock, 1895; Jollie, 1960; Hoffstetter et Gasc, 1969; Moody, 1980; Estes, 1983).

Moody (1980), considère trois caractères comme étant de probables synapomorphies pour la famille. (1) Dents caniniformes sur l'extrémité antérieure du maxillaire et du dentaire, (2) intercentre cervical suturé à la portion antérieure de la vertèbre suivante et (3) présence de 12 (ou 11) ossicules scléraux avec un seul ossicule simple sur la face dorsale de l'anneau scléral. Estes et al. (1988) pensent que aucun de ces trois caractères ne soutient vraiment la monophylie du groupe et ils considèrent les Agamidés comme un groupe paraphylétique parmi les Acrodonta, les relations avec les Chamaeleonidés étant assez étroites. Ils définissent les Agamidae comme des Acrodonta qui ne possèdent pas les synapomorphies des Chamaeleonidae.

La famille est connue depuis le Crétacé supérieur en Mongolie (Moody, 1980; Estes, 1983). En Europe, ils sont représentés par le genre Tinosaurus (Tinosaurus sp.) de l'Eocène inférieur de Dormaal, Belgique (Hecht et Hoffstetter, 1962); Agama galliae de l'Eocène supérieur ou de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy, France (Augé, 1986); Uromastix europaeus de la transition Oligocène inférieur/Oligocène moyen, aussi des Phosphorites du Quercy (Augé, 1988a). D'autres Agamidés, dont les affinités génériques et

spécifiques restent encore à définir, sont signalés dans l'Oligocène moyen du Quercy et dans l'Oligocène supérieur de Coderet, France (Augé, 1986).

Hoffstetter (1955), signale des représentants de la famille dans le Stampien de l'Allier et dans le Miocène moyen de la Grive-Saint-Alban. Le Pliocène supérieur de Seynes (France) a fourni des fossiles attribués à Agama sp. (Moody, 1980). Des ossements provenant aussi de Seynes, aussi que d'autres provenant de Balaruc II, gisement de même âge, ont été reconnus comme cf. Agama (Bailon, 1987 ; Bailon, 1989). Ces deux gisements situés en France, Hérault, font partie de l'ensemble des gisements du Pliocène supérieur utilisés dans cet étude.

Genre Agama

Agama s.l.

Matériel et localités.-

- Sète, Hérault, France, Pliocène moyen (MN15): un fragment de dentaire gauche; un fragment de maxillaire gauche; deux éléments portant des dents indéterminés; une vertèbre cervicale et trois vertèbres dorsales (USTL).
- Mas Gégéals 2, Hérault, France, Pliocène moyen/supérieur (MN 15/16): un fragment de dentaire gauche (USTL).
- Mas Gégéals 9, Hérault, France, Pliocène moyen/supérieur (MN 15/16): une vertèbre dorsale (USTL).
- Seynes, Gard, France, Pliocène supérieur (MN 16): deux fragments de dentaires dont un droit et un gauche; quatre fragments de maxillaires dont trois gauches et un droit; trois fragments d'éléments porteurs des dents non identifiés; quatorze vertèbres dorsales et une vertèbre caudale (USTL).
- Balaruc II, Hérault, France, Pliocène supérieur (MN 16): deux fragments de maxillaires droits et une vertèbre dorsale (USTL).

- Balaruc VI, Hérault, France, Pliocène supérieur (MN 16?): un fragment portant des dents non identifiées (USTL).

- Iles Medas, Catalogne, Espagne, Pliocène supérieur (MN 16): un dentaire droit complet; huit fragments de dentaires dont six gauches et deux droits; quatorze fragments de maxillaires dont cinq gauches et cinq droits et trois vertèbres dorsales (USTL).

Description.-

a) - Dentaire (Fig. 33: A).

La morphologie du matériel provenant des gisements de Seynes et des Iles Medas, où les dentaires sont bien conservés, semble être homogène. Il s'agit très probablement d'une même espèce représentée, au moins, dans ces deux gisements. La description de ces dentaires est donc confondue dans ce travail.

Le dentaire, est un os nettement plus long que haut, approximativement 4 fois plus long que haut. Dans tous les cas, il est caractérisé par la présence de deux dents pleurodentes antérieures et de 14 ou 15 dents postérieures acrodentes. L'hétérodontie est donc bien marquée.

Les dents acrodentes, fixées sur la partie supéro-interne du bord du dentaire, sont fortement comprimées latéralement, plus du côté labial que du côté lingual. En vue latérale, elles présentent une forme triangulaire, parfois légèrement tricuspide avec deux lobes, antérieur et postérieur, très réduits et un lobe central qui constitue la plus grande partie de la dent. Les dents acrodentes centrales et surtout les postérieures, s'inclinent en direction postéro-labiale; ainsi, la partie antérieure de chaque dent est surmontée par la partie postérieure de la dent précédente. Cette inclinaison est presque imperceptible dans les dents acrodentes les plus antérieures lesquelles sont plus petites.

Les dents pleurodentes, insérées sur le bord mesial du dentaire, sont au nombre de deux et d'aspect caniniforme. La dent pleurodonte la plus postérieure est plus ou moins cylindrique, robuste, avec un apex émoussé et modérément inclinée du côté labial. La dent pleurodonte antérieure, est légèrement élargie à sa base, avec un apex plus aigu, incurvé postéro-médialement et moins inclinée du côté labial que la dent postérieure.

En vue labiale, le seul dentaire complet montre cinq foramens labiaux s'alignant sur la moitié inférieure de l'os. Ils sont situés respectivement sous la première dent pleurodonte, entre les deux dents pleurodentes et sous la première, deuxième et cinquième dents acrodentes. L'occlusion forme des "sillons interdentaires" sur le dentaire lui même, entre les dents. Ces sillons interdentaires sont visibles sur la portion centrale de la rangée dentaire. La crête dentaire est pratiquement droite et étroitement soudée à chaque dent acrodonte. La limite ventrale de l'os est légèrement convexe, puis au niveau des dents pleurodentes, elle se redresse. Postérieurement, le processus coronoïde du dentaire, dirigé vers l'arrière, est modérément long et robuste. Le processus angulaire est cassé et sa morphologie ne peut pas être connue.

En vue linguale, le canal de Meckel est ouvert sur toute sa longueur. Il constitue, vers l'avant et à partir de la dixième position dentaire acrodonte, un étroit sillon longitudinal qui se prolonge ventralement sous la symphyse mandibulaire. A l'intérieur du canal de Meckel, le foramen intramandibulaire s'ouvre sous la limite postérieure de la neuvième dent acrodonte. La lame horizontale est large et modérément convexe. Postérieurement, cette lame débute sous la limite antérieure de la dernière dent acrodonte. Antérieurement, elle se redresse sur la symphyse mandibulaire formant une petite crête qui constitue la limite médiale du sillon dentaire. Le plateau dentaire est modérément profond et large.

Antérieurement, il se rétrécit et forme un étroit sillon dentaire qui longe médialement les dents pleurodontes.

Sur la moitié postérieure de la limite dorsale du canal de Meckel, il existe une petite expansion osseuse en forme de lame. Elle débute sous la limite antérieure de la treizième position dentaire et se prolonge jusqu'à la quinzième position dentaire. La limite ventrale de cette lame est cassée et son extension reste inconnue. Elle semble résulter de la fusion de l'os splénial avec le dentaire, comme c'est le cas chez de nombreux Agamidés.

Postérieurement, et toujours en vue linguale, le processus coronoïde du dentaire constitue une surface d'insertion pour le coronoïde correspondant, surface bien individualisée et allongée antéro-postérieurement.

En vue dorsale, le processus coronoïde du dentaire ne présente pas d'impression du coronoïde. Ce dernier ne chevauchait donc pas le dentaire dorsalement. Le dentaire est pratiquement droit sur son axe longitudinal, seule une légère inflexion médiale apparaît à l'extrémité antérieure de l'os (correspondant à symphyse mandibulaire).

En vue ventrale, le canal de Meckel est visible sur la partie antérieure de l'os seulement, il se prolonge en un étroit sillon sur la symphyse mandibulaire.

Des petits fragments de dentaires provenant du gisement des Iles Medas, présentent quelques variations morphologiques par rapport à cette description générale. En vue ventrale, le canal de Meckel est visible sur une plus grande longueur et les dents sont en général plus minces et plus espacées les unes des autres. Il s'agit très probablement, comme cela est le cas chez les espèces actuelles, de variations ontogéniques; il s'agirait de fragments de dentaires provenant d'individus plus jeunes, et donc de plus petite taille, que ceux qui ont été décrits ci-dessus.

b) - Maxillaire (Fig 33: B).-

Il n'existe aucun maxillaire complet dans le matériel étudié. Seuls quelques fragments sont présents. Je décris ici quelques unes des structures qui subsistent sur ces fragments.

La morphologie des dents acrodontes correspond bien à celle qui a été décrite pour le dentaire, je ne reprends pas ici leur description. Seules les dents pleurodontes diffèrent quelque peu dans leur disposition par rapport à celles du dentaire. Elles sont plus verticales et ne semblent pas être inclinées en direction labiale comme cela est le cas sur le dentaire.

Le processus dorsal du maxillaire (=processus préfrontal;= lame verticale du maxillaire), semble être robuste et modérément développé. Le processus postérieur (= processus zygomatique) est long, robuste et constitue distalement une petite pointe émoussée.

En vue linguale, la lame horizontale est mince, robuste et à peine ébauchée dans sa portion antérieure. Les processus palatin et ectoptérygoïdien sont faiblement marqués.

En vue labiale, l'os présente une forte inflexion en direction médiale, située sous la rangée des foramens labiaux et qui concerne toute la rangée des dents acrodontes.

c) - Vertèbres (Fig. 33: C, D, E, F).-

Les vertèbres sont procoeles. Elles se caractérisent par l'absence de structure articulaire du type zygosphène-zygantrum et par la présence d'une forte encoche antérieure dans l'arc neural. Le centrum, triangulaire et modérément élargi vers l'avant, est pourvu d'une carène hémale généralement bien développée. Les prézygapophysys et les postzygapophysys sont petites mais bien individualisées du reste de la vertèbre.

Les vertèbres dorsales, dont la plupart sont légèrement plus longues que larges, possèdent un condyle et un cotyle faiblement aplatis dorso-

ventralement. Les sillons subcentraux, peu profonds, n'atteignent pas la base des synapophyses. La morphologie de ces dernières varie en fonction de la position de la vertèbre sur l'axe vertébral; petites et circulaires sur les vertèbres antérieures, puis elles deviennent de plus en plus ovales sur l'axe vertébral, et se réduisent dans les vertèbres les plus postérieures. La neurépine est incomplète dans tous les cas, sa morphologie n'est donc pas connue.

La seule vertèbre cervicale attribuée à cette famille a une hypapophyse relativement longue, verticale et aplatie latéralement; elle se situe sous la moitié antérieure du centrum et possède une extrémité ventrale convexe et plus élargie que sa portion dorsale. Elle semble correspondre au type C (sensu Hoffstetter et Gasc 1969) dans lequel l'intercentrum de la vertèbre précédente se soude au centrum de la vertèbre suivante. Les synapophyses sont petites, globuleuses et faiblement détachées de la vertèbre. Le condyle et le cotyle sont subtriangulaires. La morphologie générale de la vertèbre et surtout celle des synapophyse et de l'hypapophyse correspondent bien à une deuxième vertèbre cervicale.

La vertèbre caudale est une vertèbre allongée. Son centrum possède une carène hémale longue, étroite dans sa moitié antérieure mais élargie postérieurement. Il y a une seule paire de processus transverses, lesquels sont perpendiculaires à l'axe vertébral et légèrement orientés ventralement. La neurépine est longue, mince et basse. Il n'y a pas de ligne d'autotomie.

Discussion.-

Des dents aplaties latéralement à profil triangulaire, parfois tricuspidés et à bord tranchant, peuvent exister chez les Iguanidés, Agamidés, Chamaeleonidés, Teiidés et quelques Lacertidés (Guibé, 1970). La présence de dents acrodontes est partagée par les Chamaeleonidés et les

Agamidés, mais chez cette dernière famille seulement, en plus des dents acrodontes, existent des dents pleurodontes (Edmund, 1969; Moody, 1980; Moody et Rocek, 1980). D'autre part, chez les Chamaeleonidés, les dents acrodontes sont plus nettement séparées les unes des autres et la surface linguale de chacune est aussi plate que la surface labiale (Moody et Rocek, 1980). Dans le matériel étudié ici, comme cela est le cas pour les Agamidés, les dents sont serrées les unes contre les autres avec un chevauchement de la partie postérieure d'une dent acrodonte sur la partie antérieure de la dent acrodonte suivante; de plus, la surface linguale de chaque dent acrodonte est plus bombée que la surface labiale.

D'autre part, la morphologie générale des vertèbres de ce matériel, corrobore la présence de cette famille dans les gisements du Pliocène: vertèbres dépourvues de zygosphène et de zygantrum; arc neural échancré antérieurement; centrum triangulaire portant ventralement une carène bien développée; condyle et cotyle aplatis dorso-ventralement et zygapophyses bien individualisées du reste de la vertèbre (Hoffstetter et Gasc, 1969). Des vertèbres cervicales dont l'hypapophyse occupe une position antérieure dans la vertèbre, sont aussi présentes, entre autres groupes, chez les Agamidés (Hoffstetter et Gasc, 1969), tout comme l'absence de ligne d'autotomie sur les vertèbres caudales (Etheridge, 1967).

Parmi les Agamidés, Moody (1980) considère six groupes morphologiques. Un premier groupe composé par les genres Uromastix et Leiolepis dont le coronofide chevauche dorsalement le dentaire. Dans notre matériel, le dentaire ne montre pas de traces d'un tel chevauchement du coronofide. D'autre part, la morphologie générale du dentaire, plus robuste et plus court, tout comme la morphologie des dents, chez Uromastix, lequel possède des dents acrodontes non triangulaires et en forme de burin le séparent clairement de notre matériel. Leiolepis, quant à lui, présente, entre

autres caractères, des dents nettement tricuspides et le processus postérieur de son maxillaire (= processus zygomatique) est très court.

Le groupe II, constitué par des formes arboricoles avec une adaptation aquatique secondaire (Hydrosaurus et Physignathus) présente, au moins, des vertèbres avec des neurépines très développées et hautes constituant, au niveau des vertèbres caudales, une longue pointe interzygapophysaire. Les vertèbres de notre matériel, et surtout les vertèbres caudales, montrent des neurépines beaucoup moins développées.

Les groupes III et IV, sont formés par les genres qui constituent la radiation australienne. Pour des raisons biogéographiques ils peuvent donc être exclus.

Le groupe V, avec 27 genres, représente la radiation primaire arboricole de l'Inde et du Sud-Est de l'Asie, tandis que le groupe VI, composé par la radiation terrestre de l'Afrique et de l'Asie, comprend 7 genres. La nature et l'état de conservation de notre matériel fossile, ne nous permet pas l'utilisation des caractères ostéologiques proposés par Moody (1980) pour différencier ces deux groupes d'Agamides. Néanmoins, nous pouvons constater que la morphologie générale du dentaire et surtout celle des dents, correspond bien à celle qui est présente dans l'ensemble du groupe VI et plus précisément aux représentants du genre Agama s.l.. Moody (1980), a revalidé, entre autres, le genre Stellio, qui jusqu'alors était inclus dans Agama. Il n'est pas possible, sur la base du matériel disponible, d'attribuer ces Agamides fossiles à un des genres qui composent ce groupe (Trapelus, Pseudotrapelus, Agama, Xenagama et Stellio) à l'exception de Phrynocephalus qui possède neuf ou dix dents acrodontes (Cooper et al., 1970; Ananjeva, 1981); la distinction entre ces cinq genres est basée essentiellement sur des caractères karyologiques. En raison du manque de données ostéologiques fiables pour différencier ces genres, je considère ici seulement le genre Agama s.l..

Dans le groupe V, au moins les genres Calotes, Graco, Sitana, Japalura, Dendragama, Psammophilus, Lyriocephalus, Pseudocalotes, Ceratophora et Lophocalotes, présentent des dents nettement tricuspidés (Hecht et Hoffstetter, 1962 ; Cooper et al., 1970; Moody, 1980). En plus, dans ce groupe, le dentaire semble présenter un sillon dentaire très peu développé ou à peine ébauché. Dans le matériel fossile, tout comme chez Agama s.l., le sillon dentaire est bien marqué et profond. Siebenrock (1895) considère que la morphologie des dents ne peut pas être considérée comme un caractère définitif pour établir une attribution générique, la triconodontie s'atténuant au fur et à mesure que l'âge de l'animal augmente. Néanmoins, dans notre matériel, les dentaires de petite taille, donc très probablement appartenant à des individus plus jeunes, montrent toujours des dents plus ou moins triangulaires ou légèrement tricuspidés sans atteindre le degré de triconodontie qu'on trouve généralement chez les représentants du groupe V mais que l'on trouve, par contre, dans les genres Trapelus, Stellio ou Agama qui constituent une partie du groupe VI sensu Moody (1980).

La morphologie du processus transverse de la vertèbre caudale, peut constituer un éventuel caractère de différenciation entre le groupe Agama et le groupe Stellio (Moody, 1980). Chez ce dernier, comme c'est le cas dans notre matériel fossile, les processus transverses sont perpendiculaires à l'axe vertébral, tandis que chez Agama, ils sont dirigés postérieurement. Dans le matériel de comparaison utilisé, les espèces actuelles Agama bibroni, Agama cristata ou Stellio stellio, confirment cette différenciation. Il pourrait donc éventuellement s'agir, d'un représentant du genre Stellio, si on admet ce genre.

Si nous comparons notre matériel avec les Agamidés fossiles décrits en Europe, Tinosaurus de l'Eocène présente, entre autres caractères, des dents tricuspidés et plus séparées. Agama galliae (Eocène supérieur ou

Oligocène), possède trois dents pleurodentes, manque de sillon dentaire et son canal de Meckel n'est pas exposé du côté ventral (Augé, 1986). D'autre part, la morphologie générale des fragments osseux, surtout celle des dents, différencie nettement notre matériel de celui décrit, dans l'Oligocène, comme Uromastix europaeus par Augé (1986 et 1988). Parmi les Agamidés du Miocène, seuls ceux qui proviennent du gisement de La Grive-Saint-Alban ont pu être consultés. Leur morphologie générale correspond bien à celle qu'on trouve dans le groupe d'espèces attribuées à Agama, mais ils diffèrent essentiellement de notre matériel fossile, comme cela était le cas pour A. galliae, par la présence de trois dents pleurodentes sur le dentaire.

Actuellement, seuls Stellio stellio, Stellio caucasica, Trapelus sanguinolenta et Trapelus ruderata, (si on reconnaît l'individualité de ces deux genres), sont présents en Europe (Matz et Weber, 1983; les quatre espèces étant incluses dans le genre Agama par ces auteurs). S. stellio se trouve dans le sud-est de l'Europe (Salonique, Corfou, Cyclades, Sporades et Rhodes) ainsi que dans l'ouest de l'Asie et le nord-est de l'Afrique, S. caucasica en U.R.S.S. (Caucase) et dans le sud-ouest de l'Asie jusqu'au Pakistan, T. sanguinolenta en U.R.S.S. au nord-ouest ainsi qu'au nord de la mer Caspienne et jusqu'en Asie Centrale, T. ruderata en Europe uniquement sur la frontière de l'U.R.S.S. au sud de l'Azerbaïdjan (mais également dans le sud-ouest de l'Asie (Matz et Weber, 1983)).

T. sanguinolenta présente une dent pleurodonte postérieure nettement plus développée que l'antérieure (Ananjeva, 1981). T. ruderata, possède des dentaires plus courts que ceux des fossiles avec une limite supérieure du processus coronoïde du dentaire inclinée postéro-ventralement (Ananjeva, 1981), tandis que chez les fossiles elle est plus ou moins droite. Les représentants du genre Stellio, S. caucasica et surtout S. stellio, présentent une morphologie très semblable à celle de notre matériel.

Cependant S. stellio diffère légèrement par son canal de Meckel plus profond, surtout dans sa moitié antérieure; en vue linguale, la surface d'impression du coronofide sur le processus coronofide du dentaire est plus large et sa limite ventrale est moins nette que dans notre matériel.

Conclusions.-

Les Agamidés, sont bien représentés dans les gisements du Pliocène supérieur du sud-est de la France et du nord-est de l'Espagne. Ils ne semblent pas franchir la dégradation climatique apparue à la limite Plio-Pléistocène; ils pourraient donc constituer, comme d'autres groupes d'amphibiens et de reptiles, de bons indicateurs biostratigraphiques pour reconnaître cette limite dans les régions considérées.

La morphologie des dents, cas de Tinosaurus et de Uromastix europaeus, ou le nombre de dents pleurodentes, trois pour A. galliae et les Agamidés du Miocène moyen de La Grive-Saint-Alban, différencient aisément les formes fossiles européennes connues jusqu'à présent des formes du Pliocène supérieur. Les relations phylogénétiques entre nos fossiles et le reste des fossiles européens restent donc incertaines.

L'étude comparative du matériel fossile avec les formes actuelles, montre la grande ressemblance existant entre celui-ci et le groupe Agama/Stellio (sensu Moody, 1980). L'orientation des processus transverses des vertèbres caudales, le rapproche plus du groupe Stellio que du groupe Agama. Dans ce cas, l'origine africaine (via Péninsule Ibérique) des Agamidés Pliocènes du sud-est français et par extension ceux du nord-est espagnol, proposé par Moody (1980) serait erronée. Il s'agirait plutôt de formes dérivées d'un stock de Stellio provenant du Proche Orient. Néanmoins, en l'absence de critères ostéologiques plus fiables pour différencier ces deux groupes d'espèces, j'attribue, par prudence, ce matériel à Agama s.l.

Une analyse ostéologique des formes actuelles, tout comme la découverte d'autres Agamidés dans des gisements du sud de l'Europe et du nord de l'Afrique, jusqu'à présent très peu étudiés, pourrait nous donner plus d'informations à ce sujet.

Données écologiques.-

Comme je l'ai signalé ci-dessus, les Agamidés présentent une biologie variable. Ils peuplent les forêts, les savannes et même les déserts des régions tropicales et subtropicales de l'Ancien Monde. Les espèces européennes, font partie des espèces terrestres qui habitent les savannes, les steppes et les déserts, avec un mode de vie toujours lié à des endroits secs, bien ensoleillés (ils sont capables de supporter des températures très élevées) à facies rocheux ou sablonneux.

Infra-Ordre Gekkota Cuvier, 1807.

Famille Gekkonidae Gray, 1825.

Introduction.-

Les Gekkonidés constituent un groupe naturel de lézards avec environ 82 genres et plus de 650 espèces largement distribuées dans les régions comprises entre les latitudes 50xN et 50xS, les régions tropicales étant les zones où ils atteignent la plus grande diversité.

Ce sont en général des lézards de petite taille. Ils ne dépassent que très rarement 40cm et se reconnaissent à leur corps trapu et déprimé, à leur tête plus ou moins triangulaire, plate et portant de très grands yeux, et à leur queue très fragile et le plus souvent courte et épaisse. Le corps est en général recouvert d'écailles granuleuses, de petits tubercules et moins souvent de grandes écailles cycloïdes imbriquées; quelques espèces montrent des ostéodermes plus ou moins fusionnés au crâne.

Les doigts et les orteils sont longs, minces, le plus souvent dilatés et munis d'une série d'écailles modifiées qui leur permettent de grimper même sur des surfaces lisses. La forme et la disposition de ces écailles peuvent constituer des caractères systématiques à l'intérieur du groupe.

La plupart d'entre eux, sont capables d'émettre des sons produits principalement par le claquement de la langue contre les parois de la voûte buccale. La majorité des espèces ont une activité nocturne ou crépusculaire, se nourrissant de petits arthropodes (insectes surtout) qu'ils chassent principalement à vue. Les espèces de plus grande taille peuvent s'attaquer à de petits lézards et même à de jeunes mammifères et oiseaux. Sauf les genres Nautilnus et Hoplodactylus, tous les deux endémiques de Nouvelle-Zélande et ovovivipares, les Gekkonidés actuels sont ovipares.

Ce sont des lézards solitaires ou grégaires, parfois très liés aux habitats humains, de mœurs terrestres ou arboricoles et très rarement aquatiques ou cavernicoles.

Onze caractères anatomiques sont considérés par Estes et al. (1988) comme probables synapomorphies de la famille: (1) contact entre les ptérygoïdes et les palatins et entre les palatins et les vomers réduit; (2) encoche antérieure du trijumeau entourée par le prootique et constituant un foramen; (3) processus antéro-médial du maxillaire s'étendant entre le prémaxillaire et le vomer; (4) carré large; (5) "crista alaris" du prootique s'étalant ventro-latéralement dans la crête prootique et formant un processus trilobé; (6) rétine avec des cellules du type C double; (7) aponeurose carrée du muscle abducteur mandibulaire postérieur absente; (8) ossicules scléreaux ventraux doubles et réduits à la marge de l'orbite; (9) présence d'intercentres sur les vertèbres postérieures; (10) émargination scapulaire présente et (11) écailles céphaliques relativement petites.

D'autres caractères, bien que partagés avec d'autres groupes de Squamates, sont aussi présents: absence d'arc postorbitaire et d'arc temporal dorsal (=supérieur); jugal réduit; absence de foramen pariétal; processus descendants du frontal fusionnés ventralement; dents du palatin et du ptérygoïde absentes; dents mandibulaires nombreuses; canal de Meckel entouré par le dentaire; plan d'autotomie situé derrière les processus transverses de la vertèbre caudale; prémaxillaires, naseaux, frontaux, pariétaux et vomers fusionnés; absence ou réduction du supraorbitaire, squamosal, lacrymal, jugal, angulaire, splénial, deuxième cératobranchial et des os cloacaux, et vertèbres procœles ou plus généralement amphicoèles (Underwood, 1954, Kluge, 1967 et 1987; Moffat, 1973 et Estes, 1983).

La famille est divisée en quatre sous-familles par Kluge (1967): les Eublepharins, considérés comme une famille à part entière par Boulenger (1885) et Grismer (1988) et présents en Amérique centrale et du nord-ouest,

en Afrique de l'est et de l'ouest et dans quelques régions de l'Asie et de l'archipel indo-australien (Grismer, 1988); les Diplodactylinés, présents en Australie (mais pas en Tasmanie), en Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Zélande et dans les îles Loyauté; les Sphaerodactylinés confinés dans la région tropicale du Nouveau Monde et les Gekkoninés avec une distribution circumglobale (Kluge, 1967).

En Europe, les Gekkonidés sont présents depuis la base de l'Eocène supérieur en France: Rhodanogekko vireti (Hoffstetter, 1946) et Cadurcogekko piveteaui (Hoffstetter, 1946, Augé, 1986 et Rage, 1988a). Cette dernière espèce est considérée comme un "nomen dubium" par Estes (1983), mais postérieurement, elle a été rétablie par Augé (1986). Un Gekkonidé non déterminé est aussi mentionné dans l'Eocène supérieur des Îles Britanniques (Milner et al., 1982) et de Sainte Néboule en France (Rage, 1978).

Pendant le Miocène on trouve le genre Gerandogekko, avec G. arambourqi du Miocène inférieur de St-Gérard-le-Puy et G. gaillardi du Miocène moyen de la Grive-St-Alban, tous deux en France (Hoffstetter, 1946), cf. Phyllodactylus du Miocène moyen (MN 6) de Devinska Nova Ves en Tchécoslovaquie (Estes, 1969), Palaeogekko risgoviensis aussi du Miocène moyen d'Allemagne (Schleich, 1987), et Gekkonidae sp. dans le Miocène inférieur de Corcoles en Espagne (Alferez Delgado et Brea Lopez, 1981).

Des Gekkonidés non déterminés sont mentionnés dans le Pliocène inférieur de Capo Manu en Sardaigne (Pecorini et al., 1974) et du Pliocène supérieur de Balaruc II en France (Bailon, 1989), tandis qu'au Pléistocène, la famille semble être représentée par des formes rattachées aux genres actuels: Tarentola sp. dans le Pléistocène moyen et Hemidactylus cf. H. turcicus dans le Pléistocène supérieur, tous deux en France (Bailon et al., 1988; Bailon, 1990).

Actuellement, la famille est représentée en Europe par cinq genres: Alsophylax, Cyrtodactylus, Hemidactylus, Phyllodactylus et Tarentola distribués dans les régions les plus chaudes du continent.

Genre Tarentola

Tarentola mauritanica (Linné, 1759.)

Matériel et localités.-

- Cementerio de Orce, Biharien inférieur (base du Pléistocène), Grenade, Espagne: un maxillaire gauche (DPUG).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: un fragment de maxillaire gauche provenant du sondage Puits; deux fragments de maxillaires, droit et gauche, provenant d'une couche remaniée; un dentaire gauche (sol 11) et un fragment d'ilion gauche (sol 10b), (IPH).

Genre Hemidactylus Cuvier, 1817.

Hemidactylus turcicus Cuvier, 1817

Matériel et localité.-

- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: deux maxillaires droits provenant d'une couche remaniée; deux dentaires, droit et gauche, provenant du sol 3b; un dentaire provenant du Sondage Centre et cinq dentaires, trois droits et deux gauches, provenant d'une couche remaniée (IPH).

T. mauritanica ou H. turcicus.

- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes Maritimes, France: trois vertèbres dorsales (IPH).

Description et discussion des fossiles de T. mauritanica et H. turcicus. -

La morphologie générale des différents éléments osseux trouvés dans les gisements étudiés est très homogène. Dans un premier temps je présenterai une description générale de chaque os pour la famille, puis je discuterai les caractères morphologiques utilisés pour différencier ces deux espèces, T. mauritanica et H. turcicus.

(a) Maxillaire.-

Les maxillaires des Gekkonidés se caractérisent principalement par la présence d'un processus prémaxillaire interne (= antéro-médial) qui s'étend entre le prémaxillaire et le vomer (Estes et al., 1988). Sur nos maxillaires fossiles, ce caractère est confirmé par la présence de deux impressions situées sur la face dorsale ou dorso-latérale et sur la face ventrale du processus prémaxillaire interne et qui correspondent, chez l'animal vivant, aux zones de contact avec le prémaxillaire et le vomer respectivement.

D'autre part, la présence de dents pleurodentes, isodontes, serrées les unes contre les autres, cylindriques, grêles, droites, unicuspidées et en nombre élevé, ainsi que d'une lame horizontale très étalée sur le côté lingual, constituent un ensemble de caractères qu'on ne trouve que chez les Gekkonidés (Hoffstetter, 1946; Edmund, 1969; Augé, 1986).

Chez nos fossiles, le processus préfrontal, bien que partiellement cassé, est bien développé et dépourvu d'ossification dermique, la lame

horizontale est relativement mince en vue linguale et montre un processus palatin faiblement marqué. Antérieurement, la lame horizontale montre, juste derrière le processus prémaxillaire interne, une encoche modérément marquée qui correspond à la limite latérale de la fenêtre vomero-nasale externe.

Pour des raisons biogéographiques et stratigraphiques, j'ai seulement comparé les fossiles avec les formes appartenant à la sous-famille Gekkoninae. Les Eublepharinae (sensu Kluge, 1967) présents, entre autres régions, en Afrique de l'est et de l'ouest et dans quelques régions du sud de l'Asie, donc relativement proches de la zone étudiée, montrent un processus préfrontal symétrique et haut et une "pars dentalis" plus développée antérieurement que chez les Gekkoninés (Estes, 1969) et que dans nos fossiles.

A cause de la grande diversité des Gekkonidés et de l'osteologie relativement mal connue du groupe, les comparaisons ont été limitées aux formes européennes partiellement décrites dans la littérature (Estes, 1969; Schleich, 1987). Parmi ces formes, seuls T. mauritanica et H. turcicus sont représentées dans les gisements étudiés. Ph. europaeus, l'autre espèce présente actuellement en Europe du sud (Corse et îlots de la côte française, Italie, Sardaigne, îles tyrréniennes et dans les îlots méditerranéens au nord de la Tunisie; Matz et Weber, 1983), montre au moins, un processus préfrontal plus bas et d'aspect sub-rectangulaire (Estes, 1969; fig. 2E).

T. mauritanica diffère de H. turcicus par la présence d'un processus prémaxillaire interne légèrement plus robuste et plus ou moins horizontal, tandis que chez H. turcicus, ce processus montre une inclinaison vers le haut plus accusée. La lame horizontale est postérieurement et en vue dorsale, plus large et plus robuste chez T. mauritanica et dans la portion sous-orbitaire, le processus préfrontal, très bas dans cette zone,

s'incurve dorsalement en recouvrant partiellement le processus zygomatique. Chez H. turcicus, le processus préfrontal, aussi très bas, reste plus ou moins vertical dans cette région.

(b) Dentaires (Fig. 34: A,B).-

Les dentaires se caractérisent par la présence d'un canal de Meckel longuement entouré par le dentaire. Une fermeture du canal de Meckel est toujours présente et uniforme chez les Dibamidés, Pygopodidés, Gekkonidés et les Xantusiidés et parfois chez les Gymnophthalmidés, Scincidés, Iguanidés et les Amphisbaenidés (Estes et al., 1988) mais, la morphologie des dents, fortement pleurodentes, isodontes, très serrées les unes contre les autres, cylindriques, unicuspidées et très nombreuses, différencient aisément les Gekkonidés du reste des groupes mentionnés ci-dessus.

Chez T. mauritanica, le dentaire montre en vue labiale, une limite antérieure de l'incisure supraangulaire qui dépasse celle de l'incisure coronofide. Tandis que chez H. turcicus, la limite antérieure de ces deux incisures atteint le même niveau. D'autre part, chez T. mauritanica, les processus supraangulaire et angulaire sont légèrement plus larges que chez H. turcicus. En plus, cette dernière espèce montre, en vue linguale, un petit processus osseux sur la limite dorsale de l'incisure spléniale qui n'existe pas chez T. mauritanica, et le processus coronofide est divisé longitudinalement par une crête correspondant à l'insertion du coronofide. Chez T. mauritanica, le processus coronofide du dentaire ne montre pas de crête différenciée.

(c) Ceinture pelvienne.-

Un fragment d'ilion gauche provenant du gisement de la Grotte du Lazaret, sol 10b, est attribué à cette famille. L'os montre une aile dorsale haute et verticale. La morphologie générale de l'os est

pratiquement identique entre ces deux espèces. Néanmoins, la morphologie de la cavité acétabulaire, bien délimitée antérieurement et ventralement et, à un moindre degré, la taille de l'os, légèrement plus grand que chez H. turcicus, rapprochent cet ilion de T. mauritanica.

(d) Vertèbres.-

Les vertèbres montrent la morphologie qui caractérise la plupart des Gekkonidés: centrum amphicoele, convexe ventralement en coupe transversale et à limite ventrale concave en vue latérale. L'arc neural manque de structure articulaire du type zygosphène-zygantrum et montre une profonde encoche antérieure. La vertèbre dorsale moyenne présente, de chaque côté, un petit processus épineux en position postéro-dorsale par rapport à la synapophyse. Ce processus correspond très probablement, à la zone d'insertion du muscle qui relie la vertèbre à la côte correspondante et produit l'adduction de cette dernière.

Aucune différence morphologique n'a pu être établie entre les deux espèces considérées (H. turcicus et T. mauritanica). Il s'agit donc de vertèbres qui peuvent appartenir à l'une ou à l'autre espèce.

Gekkonidé indéterminé type A.

Matériel et localité.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: deux fragments de maxillaires, très probablement correspondant au même maxillaire; un frontal et huit vertèbres dorsales (USTL).

Description.-

(A) Maxillaire.-

Les deux fragments de maxillaire, de très petite taille, semblent correspondre à un même maxillaire. Il s'agit d'un fragment représentant le tiers antérieur de cet os, tandis que l'autre fragment correspond au processus zygomatique.

Le processus préfrontal, assez haut et vertical, montre une surface latérale lisse et dépourvue d'ossification dermique. La limite antérieure de ce processus forme une encoche en V ouvert et son bord dorsal semble être droit et incliné d'environ 70°. Les processus prémaxillaires interne et externe, partiellement cassés, sont reliés par une lame osseuse développée. En vue médiale, l'impression internasale constitue une petite pointe osseuse sur la portion antéro-basale du processus préfrontal. La lame horizontale est mince et partiellement cassée, et le processus zygomatique est long et mince.

En vue latérale, le dernier foramen maxillaire est prolongé postérieurement par un long et profond sillon qui atteint l'extrémité postérieure du processus zygomatique.

Les apex des dents sont cassés. Elles sont pleurodentes, cylindriques, minces, très serrées les unes contre les autres et nombreuses.

(B) Frontal (Fig. 35, A).-

Le frontal est un os impair (aucune trace de suture des deux frontaux présents à l'état embryonnaire n'est visible), en assez mauvais état, de petite taille (environ 6,7mm de longueur totale) et avec des processus descendants soudés ventralement en un tube autour du tractus olfactif.

En vue dorsale, la surface de l'os est lisse, dépourvue d'ossification dermique et légèrement convexe. Les bords latéraux (=bords orbitaires) sont concaves et la partie interorbitaire est modérément réduite. Le bord

postérieur de l'os semble être cassé et seul le processus postorbitaire gauche (= "processus pariétalo-postfrontalis", sensu Fejervary-Langh, 1923) est conservé. Chez les Gekkonidés actuels cette région postérieure, à l'exception des processus postorbitaires, est très fragile et peu ossifiée. Dans notre fossile, elle semble avoir disparu pendant le processus de fossilisation. Le processus postorbitaire est long et dirigé postéro-latéralement. Une faible encoche (=insertion du postfrontal) longe le bord latéral du processus.

En vue ventrale, les "processus descendens" du frontal sont soudés et constituent un tube autour du tractus olfactif. Les limites postéro-latérales de ce tube sont connectées à la face ventrale du processus postorbitaire correspondant par une robuste carène osseuse. La limite antérieure du tube olfactif est concave et prolongée latéralement par un processus préfrontal bien développé.

En vue latérale, l'os est assez plat et les impressions du pré- et du postfrontal sont assez éloignées l'une de l'autre. Le frontal formait donc, une partie importante de la limite supérieure de l'orbite.

(C) Vertèbres (Fig. 35: B,C).-

Les vertèbres sont caractéristiques. Le centrum est amphicoele, à bord ventral arqué dorsalement et à surface ventrale fortement convexe. Les vertèbres cervicales sont dépourvues d'hypapophyse et montrent un centrum très court, élargi antérieurement et muni d'une petite carène hémale. Les vertèbres dorsales ont un centrum plus long, dépourvu de carène hémale et à marges latérales concaves. Les foramens subcentraux sont présents et plus ou moins développés suivant la vertèbre considérée.

L'arc neural est plat, décalé vers l'arrière et fortement échancré antérieurement. Il n'y a pas de structure articulaire du type zygosphène-zygantrum. La neurépine est longue, mince, très basse et prolongée

Postérieurement sur une petite pointe interzygapophysaire. Les pré- et les postzygapophyses s'orientent parallèlement à l'axe vertébral.

En vues antérieure et postérieure, les cotyles sont circulaires, petits et traversés par le canal cordal. Les pré- et les postzygapophyses sont faiblement inclinées vers le haut.

Discussion.-

La morphologie des dents, fortement pleurodentes, cylindriques, nombreuses et fortement serrées les unes contre les autres, tout comme la présence d'un frontal impair muni de "processus descendens" fusionnées ventralement en un tube, des vertèbres amphicoèles et des vertèbres cervicales dépourvues d'hypapophyses, constituent un ensemble de caractères qui caractérise aisément les Gekkonidés (Hoffstetter, 1946; Kluge, 1967; Hoffstetter et Gasc, 1969; Estes, 1983; Augé, 1986).

Le fossile de Sète se différencie des genres fossiles Rhodanogekko de la base de l'Eocène supérieur (Augé, 1986) et de Cadurcogekko probablement aussi de l'Eocène supérieur (Augé, 1986) par la présence chez ces derniers genres de frontaux munis d'une ornementation dermique (Hoffstetter, 1946; Augé, 1986). L'absence d'ossification dermique sur les os du crâne est considérée par Hoffstetter (1946) comme un caractère propre aux Gekkonidés de type moderne.

La pauvreté du matériel (un seul frontal, deux fragments de maxillaires et huit vertèbres), ajouté à la méconnaissance générale de la morphologie osseuse de la famille, ne permet pas une détermination précise. Néanmoins, il faut noter que parmi les Gekkonidés actuels comparés au fossile, c'est le genre Hemidactylus qui présente une morphologie du frontal la plus proche, bien que H. turcicus et H. frenatus montrent des processus préfrontaux plus réduits et plus proches du plan sagittal et que

l'ouverture postérieure du tube qui entoure le tractus olfactif soit moins développée.

Gekkonidé indéterminé type B.

Matériel et localité.-

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 15), Catalogne, Espagne: un maxillaire gauche, un fragment de maxillaire droit, un frontal, un dentaire droit, une vertèbre dorsale (USTL) et un fragment de dentaire gauche (UCBL).

Description.-

(A) Maxillaire.-

Le processus préfrontal est lisse, subtriangulaire et modérément haut. Antérieurement, la base du processus se rabat médialement et couvre la lame horizontale. Postérieurement, le processus se continue dans une petite lame, incurvée médialement et qui recouvre partiellement le processus zygomatique, lequel est modérément court et robuste.

En vue labiale, trois rangées de foramens labiaux sont présents: une rangée inférieure portant sept foramens, une centrale avec cinq foramens très petits et une rangée supérieure avec quatre foramens, cette dernière marque la base du processus préfrontal.

En vue linguale, la lame horizontale est mince et légèrement convexe. L'impression internasale constitue une petite lame horizontale prolongée postérieurement par une carène osseuse qui atteint le foramen maxillaire. En vue dorsale, la lame horizontale est large.

Les dents montrent la morphologie typique des Gekkonidés: dents pleurodentes, isodentes, cylindriques, unicuspidés et serrées les unes

contre les autres. Les apex sont pointus et dirigés postéro-médialement. Vingt quatre positions dentaires semblent être présentes.

(B) Frontal (Fig. 36, B).-

Comme cela est le cas chez les Gekkonidés, le frontal est un os impair et muni de "processus descendens" fusionnés ventralement, formant ainsi un tube autour du tractus olfactif.

En vue dorsale, la surface de l'os est lisse, sans traces d'ossification dermique. Les bords latéraux sont concaves et surélevés par rapport au reste de l'os. Un foramen logé dans une longue échancrure longitudinale est visible, de chaque côté, sur la moitié antérieure de l'os. L'espace interorbitaire est relativement large. Le bord antérieur de l'os est partiellement endommagé, le bord postérieur semble être plus ou moins droit et les processus postorbitaires sont courts et robustes.

En vue latérale, l'impression du préfrontal atteint la moitié de la longueur de l'os. Il n'y a pas d'impression apparente du postfrontal.

(C) Dentaire (Fig. 36, A).-

La morphologie générale du dentaire correspond bien à celle déjà décrite pour T. mauritanica et H. turcicus et les Gekkonidés en général: os long, élancé, avec un canal de Meckel entouré par l'os et muni de dents pleurodentes, cylindriques, unicuspidés, nombreuses et serrées les unes contre les autres.

Ce dentaire se caractérise par la morphologie de l'ouverture postérieure du canal de Meckel, laquelle est partiellement divisée par deux excroissances osseuses, dorsale et ventrale, du dentaire.

(D) Vertèbre.-

Il s'agit d'une vertèbre typique de Gekkonidé: centrum apicoele, à surface ventrale arquée dorsalement et convexe en coupe transversale. La morphologie générale correspond bien à celle décrite pour le type A. Néanmoins, elle en diffère par la morphologie de la neurépine, plus proéminente, et de la carène hémale, plus étroite et développée que dans le type A.

Gekkonidé indéterminé.

1989, Gekkonidé indéterminé, Bailon, p. 14.

Matériel et localité.-

- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: un dentaire droit incomplet (USTL).

Description et discussion.-

Ce dentaire a déjà été décrit par Bailon (1989). Il montre la morphologie typique de la famille: canal de Meckel complètement entouré par le dentaire, incision spléniale située à mi-hauteur et dents pleurodentes, cylindriques et très serrées. En raison de son état de conservation, très fragmentaire, aucune comparaison avec les autres Gekkonidés décrits ci-dessus ne peut être établie. Néanmoins, l'incision spléniale, très réduite, est différente de celle qui est présente chez les genres actuels Tarentola et Hemidactylus.

Conclusions

Bien que peu nombreux, des restes osseux appartenant aux Gekkonidés, sont représentés dans les gisements du Pliocène moyen de Sète et supérieur de Balaruc II, tous deux en France et du nord-est d'Espagne (îles Medas), dans un gisement du Pléistocène inférieur du sud de l'Espagne (Cementerio de Orce) et un gisement du sud-est de la France allant du Pléistocène moyen à l'Holocène (Grotte du Lazaret). Dans tous les cas, l'absence d'ornementation dermique sur les os du crâne rapproche les fossiles des Gekkonidés modernes et les différencie des Gekkonidés de l'Eocène Rhodanogekko et Cadurcogekko pourvus, tous deux, d'une telle ornementation.

Pendant le Pliocène moyen et supérieur, comme la morphologie des frontaux et des dentaires en témoigne, au moins deux formes différentes étaient présentes: une dans le Pliocène de Sète (Gekkonidé type A) et dont la morphologie du frontal (bien que différente de l'actuel H. turcicus) se rapproche plus du genre Hemidactylus que d'aucun autre genre observé, et une autre dans le Pliocène des îles Medas (Gekkonidé type B), nettement différente de la première et dont les affinités restent encore à établir. Dans les deux cas, la morphologie des différents éléments osseux diffère clairement des espèces qui peuplent actuellement l'Europe occidentale (H. turcicus, T. mauritanica et P. europaeus).

Les formes du Pléistocène sont par contre rattachées aux espèces actuelles T. mauritanica et H. turcicus. Dans le gisement de la Grotte du Lazaret, l'absence de Gekkonidés dans les niveaux qui vont du sol 9 au sol 4, fait penser, comme en témoigne le reste de l'herpétofaune, à une période de temps pendant laquelle le climat devait être légèrement plus froid que l'actuel climat, typiquement méditerranéen. Ce dernier correspond aux couches supérieures et surtout subactuelles où la proportion des éléments typiquement méditerranéens est nettement supérieure à celles des niveaux plus anciens.

D'autre part, la comparaison des formes du Pliocène et du Pléistocène (au moins pour celles qu'on trouve dans le sud-est de la France), montre que les Gekkonidés du Pliocène étaient différents de ceux que l'on trouve actuellement dans la région, tandis que ceux du Pléistocène, comme cela est le cas pour la plupart des amphibiens et des reptiles, correspondent tout à fait aux espèces actuellement représentées dans la région. Il semble donc, que l'installation des Gekkonidés actuels dans la région considérée, soit post-Pliocène, c'est-à-dire, qu'elle s'est effectuée pendant le Pléistocène.

Infraordre Scincomorpha Camp, 1923

Super-Famille Scincoidea Gray, 1925

Famille Scincidae Gray, 1825

Introduction.-

Les Scincidés constituent la famille la plus riche et la plus cosmopolite parmi les Sauriens. En effet, elle comprend environ 800 espèces réparties en 85 genres que l'on trouve dans toutes les régions tropicales et tempérées du globe.

La forme du corps est très variable; en général elle est allongée et légèrement aplatie avec une petite tête plate, des pattes courtes et robustes et une queue plus ou moins cylindrique. Une regression, voire même une disparition des membres, se produit souvent.

La plupart des Scincidés mènent une vie terrestre à la surface du sol, dans des endroits généralement humides où ils circulent entre les herbes ou parmi les broussailles. D'autres, habitent les zones plus ou moins arides ou les régions littorales, vivant parfois exclusivement dans le sable. Enfin, certains sont devenus plus ou moins fouisseurs. Les formes arboricoles ou aquatiques, même si elles existent, constituent de rares exceptions.

Ils se nourrissent, pour l'immense majorité, de petits invertébrés et plus spécialement d'insectes; les espèces de plus grande taille sont herbivores et se nourrissent de feuilles et de fruits. Les Scincidés sont ovipares ou ovovivipares, les deux types de reproduction pouvant même se rencontrer au sein d'un même genre.

Estes et al. (1988), donnent onze synapomorphies pour caractériser les Scincidae: (1) jugal et squamosal en contact sur l'arc temporal lequel peut être fermé ou ouvert; (2) fenêtre supratemporale primitivement fermée par le postfrontal; (3) palatin avec une extension médiale qui constitue un

palais secondaire; (4) présence de zygosphène-zygantrum (ce dernier caractère n'est pas toujours visible, et quand cette structure est présente, il s'agit, plus exactement d'un pseudozygosphène - pseudozygantrum); (5) intercentre cervical fusionné au centrum précédent; (6) processus interne du stapes absent; (7) absence de pores fémoraux et préaux; (8) écailles cycloïdes; (9) ostéodermes composés; (10) écailles de la langue dentelées, et (11) "nucleus reticularis ventrolateralis" de la corde spinale présent.

La morphologie du crâne et, dans une moindre mesure, la morphologie externe, conduisent Greer (1970) à diviser la famille en quatre sous-familles. Les Scincinés, considérés comme le groupe le plus primitif et à la fois comme le groupe souche des autres trois sous-familles, présentent, entre autres, des frontaux non fusionnés, des palatins non en contact ventro-mésialement et un canal de Meckel généralement ouvert. Les Feylininés montrent des frontaux non fusionnés, des palatins constituant un palais secondaire complexe et un canal de Meckel ouvert. Les Acontinés ont des frontaux non fusionnés, un palais secondaire complexe et un canal de Meckel fermé par le dentaire et les Lygosominés possèdent des frontaux fusionnés, des palatins généralement en contact en vue ventrale et un canal de Meckel, le plus souvent, entouré par le dentaire.

Les Scincidés fossiles sont peu connus et rares. La famille semble être présente depuis le Crétacé supérieur, aux Etats Unis (Estes, 1969 et 1983). En Europe, elle est représentée dans le Miocène inférieur de Dolnice, Tchécoslovaquie (cf. Scincidae; Rocek, 1984), le Plio-Pléistocène (Chalcides cf. Ch. bedriagai) de la dépression de Guadix-Baza, Espagne (Barbadillo, 1989) et le Pléistocène de Minorque, toujours en Espagne (Alcover et al., 1980). Ablepharus, avec l'espèce fossile A. borealis, est connu dans le Pléistocène inférieur du Kazakhstan, U.R.S.S. (Darevsky et Tshumakov, 1962).

Dans notre matériel, seuls les Scincinae et les Lygosominae semblent être représentés.

Sous-famille Scincinae Gray, 1825

Genre Chalcides Linné, 1758

Chalcides cf. Ch. chalcides

Matériel et localités.-

- Grotte du Lazaret (zone S9; couche BS-8), "subactuel", France: trois fragments d'une même vertèbre dorsale (IPH).

Description et discussion.-

Les principaux caractères qu'on peut obtenir de ces trois fragments de vertèbre sont les suivants: la vertèbre est de petite taille, modérément allongée et procoele; le condyle et le cotyle sont aplatis dorso-ventralement; une structure articulaire du type zygosphène-zygantrum, bien que peu développée, est présente et la neurepine est longue, basse et prolongée postérieurement en une pointe interzygapophysaire qui dépasse la limite postérieure des postzygapophyses.

Parmi les Squamates de la faune européenne actuelle et, mis à part les serpents, seuls les Lacertidés et les Scincidés peuvent présenter une structure articulaire du type zygosphène-zygantrum. Chez les Lacertidés, le condyle et le cotyle sont circulaires et la pointe interzygapophysaire, tout comme chez Anquis fragilis (le seul anguïdée européen qui présente une taille des vertèbres semblable à celle de notre matériel et dont les condyles et le cotyles sont aussi aplatis dorso-ventralement), ne dépasse pas la limite postérieure des postzygapophyses.

La situation de la vertèbre dans le gisement (zone S9; couche BS-8), correspond à une zone située sur une des parois de la grotte où la dessiccation du sédiment argileux original a produit son décollement de la paroi et un remplissage postérieur par des sédiments plus récents. L'âge de la vertèbre semble donc être plus récent que celui du gisement en général; cette vertèbre correspondant à une époque sub-actuelle.

Le genre Chalcides, est le seul Scincidé présent actuellement en Europe occidentale (Arnold et Burton, 1978; Matz et Weber, 1983). En tenant compte de considérations stratigraphiques exposées ci-dessus, il s'agit sans doute, d'un représentant de ce genre. La morphologie de la neurépine et de la pointe interzygapophysaire corroborent, dans une certaine mesure, cette attribution générique. Ainsi, chez Mabuya (présent en Afrique, à Madagascar, en Europe orientale, dans le centre et le sud de l'Asie, en Amérique Centrale et du Sud et dans un grand nombre des îles des océans Indien, Pacifique et Atlantique, Boulenger, 1887 et Greer, 1970), la neurépine et surtout la pointe interzygapophysaire sont moins développées que dans notre matériel et chez Chalcides; Eumeces (présent en Amérique Centrale et du Sud, dans l'est et le sud-ouest de l'Asie et en Afrique du nord), présente des vertèbres plus robustes, tandis que Scincus (présent en Afrique du nord et au Proche Orient), possède des vertèbres plus allongées. C'est bien le genre Chalcides qui possède la morphologie la plus semblable à celle de notre matériel et ces fragments de vertèbre appartiennent, très probablement, à un représentant de l'espèce Ch. chalcides, la seule qui est présente actuellement dans la région considérée (Arnold et Burton, 1978; Matz et Weber, 1983).

Sous-famille Lygosominae Mittelman, 1952

Genre Mabuya (Fitzinger, 1826)

cf. Mabuya

Matériel et localités.-

- Iles Medas, Espagne, Pliocène supérieur (MN 16): une trentaine de fragments de dentaires; six fragments de maxillaires; un fragment d'articulaire; six vertèbres dorsales et une vertèbre caudale antérieure (USTL).

Description .-

(a) Dentaire (Fig. 37: A,B,C).

Tous les fragments appartiennent à des individus de petite taille. L'os est nettement allongé et relativement mince.

En vue linguale, le dentaire se referme autour du canal de Meckel dans les deux tiers antérieurs de sa longueur sauf dans la portion la plus antérieure où un étroit sillon est visible. Postérieurement, l'ouverture du canal de Meckel, en position relativement ventrale, débute à partir de la quinzième position dentaire comptée depuis l'avant, puis elle s'élargit progressivement vers l'arrière constituant dorsalement la limite linguale du sillon dentaire. Cette ouverture, est subdivisée par un septum intramandibulaire échancré médialement et fusionné dorsalement et ventralement à la face interne de la paroi latérale du dentaire. Le septum limite, sur le côté mésial, le foramen intramandibulaire situé sous la sixième position dentaire comptée depuis l'arrière. Le plateau dentaire est pratiquement droit dans sa moitié antérieure, puis il se redresse progressivement dans la moitié postérieure de l'os. Le sillon dentaire, profond et modérément large, est présent tout au long de l'os. La symphyse mandibulaire est peu développée.

En vue labiale (=latérale), six foramens labiaux s'alignent sur la hauteur moyenne de l'os, le plus postérieur étant le plus grand. La crête dentaire s'incline légèrement vers le bas sur les trois ou quatre premières positions dentaires, puis elle devient horizontale pour se relever progressivement, mais faiblement, à partir de la quinzième position dentaire. Postérieurement, le processus coronoïde du dentaire est court, modérément robuste et légèrement dirige dorsalement. La limite ventrale de l'os est droite. Un petit renflement antérieur constitue la limite ventrale de la symphyse mandibulaire.

En vue ventrale, le canal de Meckel apparaît dans la portion la plus antérieure de l'os. Il constitue un étroit et court sillon qui se prolonge sous la symphyse mandibulaire.

En vue dorsale, le dentaire s'incurve nettement en direction médiale dans sa portion antérieure.

Les dents sont pleurodentes, isodentes, monocuspides, avec des pointes arrondies, plus ou moins serrées les unes contre les autres, modérément longues et cylindriques. Les dents les plus antérieures sont légèrement inclinées vers l'avant, les autres, sont verticales. En vue labiale, les dents dépassent la crête dentaire sur un tiers au moins de leur hauteur. Les apex sont relativement émoussés ou en pointe obtuse. Parfois, une petite crête d'orientation antéro-postérieure et plus ou moins tranchante, coiffe l'apex.

En vue linguale, la couronne est légèrement convexe et l'apex montre une ornementation à base de stries verticales souvent limitées ventralement par un léger sillon transversal. Le nombre de positions dentaires semble être égal à 26.

Une fermeture médiale et ventrale du canal de Meckel est toujours présente et uniforme chez les Dibamidés, Pygopodidés, Gekkonidés et les

Xantusiidés aussi, parfois, chez les Gymnophthalmidés, Scincidés, Iguanidés et les Amphisbaenidés (Estes et al., 1988).

Chez les Dibamidés et les Amphisbaenidés, le dentaire, plus court et robuste, et la morphologie des dents tout comme leur nombre plus réduit, les différencient aisément de notre matériel. Les Gekkonidés, Pygopodidés et les Iguanidés montrent, entre autres caractères, un processus coronoïde du dentaire réduit qui ne constitue pas une expansion dorsale recouvrant la partie antérieure du coronoïde (Estes et al., 1988). Dans notre matériel, bien que réduite, cette expansion dorsale est présente.

D'autre part, remarquons que la présence de dents avec des apex munis de stries verticales, constitue un des caractères énumérés par Estes (1983) pour définir la famille Scincidae.

(b) Articulaire (Fig. 37: D).-

L'articulaire possède un processus rétroarticulaire plus ou moins rectangulaire, incurvé médialement et légèrement élargi postérieurement. La surface dorsale est modérément concave et dépourvue de sillon ou cavité profonde. Un petit tubercule est présent sur le bord postéro-médial du processus.

En vue postérieure, le bord postérieur est oblique et le bord latéral du processus constitue une crête modérément haute et robuste. En vue latérale, un profond sillon longitudinal s'ouvre sur la moitié antérieure de l'os. Il correspond à l'insertion de l'angulaire sur cet os.

Un processus rétroarticulaire incurvé médialement, légèrement élargi postérieurement, avec une surface dorsale dépourvue de sillon ou de cavité profonde et avec un bord postérieur oblique caractérise les Scincidés et les Cordylidés (Hoffstetter, 1945 et 1949; Estes et al., 1988). Chez les Cordylidés, la crête latérale semble être réduite et le tubercule postéro-

médial est plus développé que chez les Scincidés observés et dans le matériel fossile.

(c) Maxillaire.-

L'attribution de plusieurs fragments de maxillaires aux Scincidés est fondée, principalement, sur la morphologie et la dimension des dents qui correspondent à celles qui ont déjà été décrites pour le dentaire. Je ne reprends pas ici leur description.

Bien qu'aucun fragment ne présente toutes les structures qui caractérisent cet élément osseux, une description de la plupart d'entre elles peut être réalisée.

Les processus prémaxillaires, bien que cassés dans tous les cas, sont présents et réunis par une lame convexe sur laquelle s'ouvre le foramen maxillo-prémaxillaire. Le processus zygomatique constitue une petite pointe arrondie et bien individualisée. La portion postérieure du processus préfrontal est très basse.

En vue dorsale, la portion postérieure de la lame horizontale présente une forte impression longitudinale créée par la portion maxillaire du jugal.

Le foramen mandibulaire est bien développé dans tous les cas. Dans sa paroi mésiale, s'ouvrent deux petits foramens labiaux.

(d) Vertèbres (Fig. 37: E,F).-

Les vertèbres sont procoeles, plus ou moins allongées et avec un étranglement interzygapophysaire peu profond. L'arc neural est modérément échancré antérieurement et, de chaque côté du canal neural, une petite surface d'articulation qui peut être considérée comme un pseudozygosphène (sensu Hoffstetter et Gasc, 1969), est présente. La neurépine est longue, mince et basse. Postérieurement elle se prolonge en une pointe interzygapophysaire qui dépasse la limite postérieure des postzygapophyses.

En vue ventrale, le centrum est modérément allongé, convexe en coupe transversale et avec des limites latérales faiblement divergentes vers l'avant. La morphologie de la carène ventrale, tout comme celle des synapophyses, peu globuleuses et plus ou moins ovales, est liée à la position de la vertèbre dans l'axe vertébral.

Les condyles et les cotyles sont faiblement aplatis dorso-ventralement.

L'une des vertèbres possède un centrum plus élargi antérieurement et plus plat. Ce type de morphologie, tout comme celle que présentent les synapophyses (lesquelles sont larges et très peu globuleuses), caractérise les vertèbres présacrées.

La vertèbre caudale antérieure (=vertèbre pygale, sensu Hoffstetter et Gasc, 1969), est plus courte et montre un étranglement interzygapophysaire plus marqué que celui des vertèbres dorsales. Elle se caractérise par la présence de processus transverses aplatis dorso-ventralement. Un foramen subcentral est présent à la base de chaque processus transverse. Le centrum est court, avec une carène ventrale élargie et dépourvue d'hémapophyses.

Parmi les différents Squamates, autres que les serpents, présents aux Iles Medas, les Agamidés possèdent des vertèbres avec un étranglement interzygapophysaire plus marqué et des pré- et postzygapophyses mieux individualisées que celles décrites ci-dessus. En plus, les vertèbres d'Agamidés n'ont pas de zygosphène et l'échancrure antérieure de leur arc neural est plus profonde. Chez les Anguidés et les Amphisbaenidés, le centrum possède une surface ventrale plane. Les Lacertidés montrent un condyle et un cotyle plus circulaires et les Gekkonidés (au moins ceux de notre matériel), ont des vertèbres amphicoeles.

D'autre part, la présence d'une pointe interzygapophysaire qui dépasse la limite postérieure des postzygapophyses, constitue un caractère qui différencie bien les Scincidés du reste des Squamates européens.

(e) Humérus.-

L'os est élané et avec une extrémité proximale qui paraît plus large que la distale. La crête delto-pectorale, partiellement cassée, se recourbe en direction ventrale formant un angle obtu avec le reste de l'extrémité proximale de l'os.

En vue dorsale, il n'y a pas de rupture brutale entre la crête delto-pectorale et le reste de l'extrémité proximale comme cela est le cas chez les Iguanidés, Agamidés, Chamaeleonidés, Gekkonidés et les Uroplatidés (Lecuru, 1969).

Dans la portion distale, un foramen ectépicondylaire (absent chez les Chamaeleonidés et les Teiidés; Lecuru, 1969) est présent. La crête qui prolonge proximale l'ectépicondyle sur la diaphyse constitue une petite lame. La morphologie de cette crête, très peu développée ou absente chez les Lacertidés, tout comme celle de la gouttière ventrale et du condyle huméral, rapprochent plus cet humérus des Scincidés que d'aucun autre groupe de Lézards.

Discussion et conclusions.-

Parmi les Scincidés, les Feilyninés sont des formes apodes possédant un canal de Meckel ouvert sur toute sa longueur (Greer, 1970). Les Acontinae, aussi apodes, montrent un canal de Meckel fermé comme dans notre matériel, mais leur jugal est réduit à un élément vertical où la branche maxillaire est pratiquement absente (Greer, 1970). Dans notre matériel, une impression bien développée et causée par la branche maxillaire du jugal, est visible sur les fragments des maxillaires où cette portion est conservée.

Les Scincinae, montrent un canal de Meckel généralement ouvert dans toute leur longueur (Greer, 1970). C'est le cas chez Chalcides, Eumeces et

Scincus, par exemple. La morphologie du crâne et, en général, celle du squelette de Ophiomorus, n'a pas encore été décrite, mais il s'agit d'une forme apode, ce qui ne semble pas être le cas du fossile des îles Medas, et sa taille est plus petite. D'autre part, le maxillaire, dans cette sous-famille, semble présenter des processus palatins moins élargis et le processus rétroarticulaire, dans les formes qui ont été consultées, est généralement plus robuste et plus large tandis que l'impression de l'angulaire sur l'articulaire semble être plus élargie.

Les Lygosominae présentent un ensemble de caractères semblable à celui de notre matériel (formes généralement non apodes; canal de Meckel le plus souvent entouré par le dentaire; processus palatins du maxillaire élargis et morphologie de l'articulaire qui correspond bien à celle décrite ci-dessus).

La sousfamille est représentée actuellement en Europe par les genres Ablepharus et Mabuya. Ablepharus, représenté par l'espèce A. kitaibelii qui habite dans les Balkans, les îles de la mer Egée et dans l'ouest de l'Asie (Matz et Weber, 1983), est un genre probablement polyphylétique (Fuhn, 1969). Il est inclus dans le groupe Sphenomorphus (sensu Greer, 1977) lequel présente comme état dérivé (=apomorphie) un canal de Meckel ouvert (apomorphie secondaire). Les espèces du genre Ablepharus qui ont été consultées (A. kitaibelii, A. wahlbergi et A. boutoni) présentent, tout comme notre matériel fossile, l'état primitif (=plésiomorphe) du caractère, c'est-à-dire, un canal de Meckel fermé. Néanmoins, les dentaires d'Ablepharus, l'espèce fossile A. borealis incluse, semblent être plus élancés et plus minces et avec une ouverture postérieure du canal de Meckel (=incisure spléniale) occupant une position médiale et non déplacée ventralement comme c'est le cas sur nos fossiles.

Le genre Mabuya, est considéré par Greer (1977) comme le genre souche à partir duquel ont dérivé indépendamment les autres Lygosomines, ce genre

possédant le plus grand nombre de caractères plésiomorphes. Mabuya serait donc un genre paraphylétique. Il peut présenter une incisure spléniale en position plus ou moins ventrale. La morphologie du maxillaire et de l'articulaire est proche de celle de notre matériel.

Le genre Mabuya, est représenté en Europe par une seule espèce M. aurata, répandue de l'Ethiopie à l'Asie centrale, en U.R.S.S. dans la région du Caucase, l'île de Chypre étant la limite occidentale de son aire de répartition (Matz et Weber, 1983; Edwald, 1984). Les dentaires de cette espèce sont légèrement plus élancés et présentent un nombre de dents plus élevé (29 dents environ) que dans notre matériel fossile.

Comme nous pouvons le constater, l'appartenance des fossiles aux Scincidés, et plus précisément aux Lygosominés, ne semble pas présenter de doutes. En l'absence de pièces crâniennes de valeur systématique plus importante que celle des dentaires, des maxillaires et des articulaires, l'attribution au niveau du genre reste toujours douteuse. J'utilise, ici, le terme cf. Mabuya pour indiquer que parmi les différents Lygosominés consultés, c'est Mabuya qui présente les plus grandes ressemblances avec le matériel décrit ici.

Données écologiques.-

Les Lygosominés constituent la sous-famille de Scincidés la plus importante et la plus diversifiée. Ils présentent une très large répartition dans le Monde (en Afrique, à Madagascar, en Europe orientale, dans le centre et le sud de l'Asie, en Amérique centrale et du Sud, dans la région australienne et dans un grand nombre des îles des océans Indien, Pacifique et Atlantique (Boulenger, 1887 et Greer, 1970). Du point de vue écologique, ils montrent un grand nombre d'adaptations et occupent une très grande diversité d'habitats. Ils sont absents dans les régions les plus arides du centre et du sud de l'Afrique ainsi que de la Péninsule Arabique.

Le genre Mabuya présente une distribution très semblable à celle des Lygosominés en général. Néanmoins, il est absent dans la région australienne. Il vit dans une très grande diversité d'habitats. L'espèce européenne, M. aurata, vit dans les steppes, dans les plaines et montagnes entre la végétation herbacée et arbustive, sur les rochers, les pentes rocheuses et même dans le sable, mais il paraît rechercher les endroits légèrement humides (Matz et Weber, 1983; Ewald, 1984).

Super-Famille Lacertoidea Fitzinger, 1826

Famille Lacertidae Fitzinger, 1826.

Les Lacertidés comprennent environ 200 espèces largement distribuées en Europe, Afrique (mais pas Madagascar) et en Asie où ils n'ont pas atteint les îles Philippines. Ils sont absents dans les continents américain et australien. Ce sont des lézards diurnes, actifs et agiles, de moeurs essentiellement terrestres, à tête conique et bien distincte d'un corps généralement long, pourvu de pattes bien développées et d'une queue longue et fragile. La taille varie entre 4cm et 30cm de long.

Ils se nourrissent principalement d'invertébrés, bien que certains consomment des quantités variables de végétaux. Pour la grande majorité, ils sont ovipares, plus rarement ovovivipares, voire même vivipares.

La famille présente, entre autres, les caractères suivants: (1) fosse supratemporale partiellement ou complètement fermée par le postfrontal; (2) pariétal étendu postérieurement et muni d'un processus supratemporal court; (3) ossification palpébrale présente; (4) foramen vidien postérieur situé dans la suture du basisphénoïde avec le prootique; (5) ostéodermes céphaliques présents (Estes, 1983; Estes et al., 1988).

Le plus ancien Lacertidé fossile (Plesiolacerta lydekkeri) provient de l'Eocène inférieur de Doormal, Belgique (Hecht et Hoffstetter, 1962)

Genre Lacerta Linné, 1758.

Le genre Lacerta (sensu Arnold, 1973; c'est-à-dire, Acanthodactylus, Podarcis et Psammodromus exclus), comprend actuellement environ une soixantaine d'espèces distribuées dans toute l'Europe, où elles peuvent dépasser le cercle polaire (L. vivipara par exemple), dans presque toute

l'Asie centrale, du nord et de l'ouest, et en Afrique de nord. Classiquement, le genre était divisé en cinq sous-genres: Lacerta, Acanthodactylus, Podarcis, Psammodromus et Gallotia (ensemble ici appelé Lacerta s.l.), puis Arnold (1973) se basant surtout sur des caractères morphologiques externes, élève au niveau du genre chacun de ces 5 sous-genres.

Bien qu'il soit difficile, voire assez souvent impossible, de tenir compte de ces subdivisions dès lors qu'il s'agit d'examiner la position taxonomique des Lacertidés fossiles, car les caractères ostéologiques sont le plus souvent insuffisants pour permettre des attributions à ce niveau, chaque fois que cela sera possible, la distinction générique établie par Arnold (1973) sera prise en compte.

Le plus ancien fossile décrit et rapporté à Lacerta s.l. provient de l'Oligocène moyen et supérieur des Phosphorites du Quercy et de Coderet en France (Lacerta filholi; Augé, 1986 et 1988b).

Lacerta lepida (Daudin, 1802).

Matériel et localités.-

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: un neurocrâne (USTL).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: six dentaires, six maxillaires, un jugal, sept carrés, douze vertèbres dorsales, deux scapulo-coracoïdes, deux hémibassins et deux humérus (IPH).
- Châteauneuf-du-Rhône: La Roberte, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: un maxillaire, trois fémurs et un ilion (CAPV).
- Font-Juvenal, Néolithique moyen (Chasséen), Aude, France: un dentaire, un supraangulaire et une vertèbre cervicale (CASR).

Description et discussion.-

(A) Neurocrâne (îles Medas) (Fig. 38: A,E).-

Cet ensemble osseux est constitué par les éléments suivants: un basisphénoïde, un basioccipital, deux prootiques, le complexe opisthotique-exoccipitaux et un supraoccipital.

En vue ventrale, le basisphénoïde possède une paire de processus basiptérygoïdes modérément larges et dirigés antéro-latéralement. En coupe transversale, cet os montre une surface ventrale concave. Les tubercules sphéno-occipitaux (= processus basioccipitaux) du basioccipital sont bien développés et dirigés latéralement. Postérieurement, ces tubercules sont prolongés, de chaque côté, par une expansion antéro-ventrale de l'exoccipital. Les lignes de suture entre le basisphénoïde et les exoccipitaux sont bien visibles. Le parasphénoïde est cassé à sa base.

En vue latérale, l'entaille du nerf trijumeau est profonde; une forte crête prootique traverse diagonalement chaque prootique. La fenêtre ovale et la fenêtre ronde sont bien développées et séparées l'une de l'autre par une forte crête. L'orifice vidien postérieur, logé dans une dépression de la face dorsale du processus basiptérygoïde, se situe au niveau de la suture entre le prootique et le basisphénoïde. Les processus paraoccipitaux dépassent largement la limite postérieure du condyle occipital. Dorsalement, une forte crête supraoccipital est présente.

En vue dorsale, l'ensemble est modérément court; les lignes de suture entre le supraoccipital et l'exoccipital correspondant sont bien visibles et deux crêtes, convergeant antérieurement, constituent l'union du supraoccipital avec les prootiques.

En vue antérieure, la "sella turcica" présente trois paires de foramens, une paire supérieure (= canal abducens), une paire médiale (= canal carotide interne) et une paire ventrale (= canal vidien antérieur).

En vue postérieure, le condyle occipital, réniforme, se subdivise en trois parties, une partie centrale appartenant au basioccipital, et deux parties latérales qui correspondent à chaque exoccipital. De chaque côté du condyle s'ouvrent trois foramens, un foramen médial (= foramen hypoglosse) et deux foramens latéraux (= foramen vague + glossopharyngien; = fosse jugulaire).

Parmi les squamates, une ouverture du canal vidien postérieur située sur la suture entre le basisphénoïde et le prootique est présente chez les Scincoïdes, les Lacertidés, les Anguidés et les Varanidés (Estes et al., 1988). Néanmoins, la présence de processus paraoccipitaux longs, d'une crête supraoccipital haute et la morphologie des processus basiptérygoïdes, modérément élargis dans toute leur longueur, et des processus basioccipitaux larges et dirigés latéralement, constituent un ensemble de caractères qui ne se retrouve que chez les Lacertidés (obs. pers.).

Parmi les Lacertidés comparés avec le fossile, seule l'espèce actuelle L. lepida présente un neurocrâne avec une taille et une morphologie semblables à celle du fossile.

(B) Maxillaire (Grotte du Lazaret et La Roberte) (Fig. 38,D).-

Le maxillaire possède un processus préfrontal triangulaire, bien développé, légèrement incurvé médialement et muni d'une face latérale portant ornementation dermique plus ou moins développée, ainsi qu'une rangée de foramens labiaux. Le processus prémaxillaire externe forme une pointe légèrement inclinée dorsalement.

En vue dorsale, l'os est légèrement concave latéralement, les processus maxillaires externe et interne sont bien séparés l'un de l'autre par une encoche profonde et large (= foramen maxillo-prémaxillaire). Dorsalement, le processus prémaxillaire interne porte une crête tranchante qui rejoint l'extrémité antérieure du processus préfrontal. La lame

horizontale est large, plus ou moins droite dans sa moitié antérieure où l'encoche du foramen voméro-nasal est très réduite, puis, à partir du processus palatin, peu proéminent, cette lame s'incurve latéralement.

En vue médiale, le foramen maxillaire est bien développé et l'impression internasale est bien limitée par une crête sur la moitié antérieure du processus préfrontal.

Les dents sont cylindriques, pleurodentes, isodentes, monocuspides ou bicuspidés, avec une petite cuspide antérieure et une cuspide centrale bien développée. Les deux ou trois premières dents sont petites, les suivantes deviennent plus robustes, surtout les dents qui occupent les positions 6, 7, 8, et à partir de la neuvième et dixième position dentaire, la dimension des dents diminue régulièrement en direction postérieure.

La taille et la morphologie de ces os correspondent bien à celles que présente l'actuel L. lepida. L. viridis, aussi présent dans la région considérée, a une plus petite taille, une ornementation dermique moins développée tout comme la crête formée par l'impression internasale. A taille égale, la morphologie et la disposition des dents peuvent constituer un éventuel critère de différenciation entre ces deux espèces. Ainsi, chez L. lepida, les dents sont généralement plus robustes, avec des inégalités dans la taille et surtout dans l'épaisseur, tandis que chez L. viridis, les dents sont plus minces, de taille régulière, bi- ou tricuspidés et avec une pointe centrale plus nette que chez L. lepida.

(C) Frontal (Grotte du Lazaret).-

Il s'agit d'un os allongé et étroit, avec un bord mésial droit qui constitue la ligne d'union avec son homologue, et un bord latéral concave. En vue dorsale, l'os présente une ossification dermique alvéolaire. Une zone dépourvue d'ossification dermique entaille son extrémité antérieure; elle correspond à la zone d'insertion du nasal. Un sillon profond au tracé

légèrement convexe antérieurement, traverse l'os dans sa moitié postérieure près de la région centrale. Ce sillon correspond à la zone de contact de l'écaille frontale, impaire, avec l'écaille fronto-pariétale correspondante.

En vue ventrale, le processus préfrontal est fortement développé, avec une extrémité antérieure plus ou moins dirigée ventralement et munie d'indentations osseuses où se réalise la suture entre le préfrontal et le palatin. L'impression du préfrontal sur le côté orbitaire (= latéral) de l'os atteint la moitié de la longueur totale de l'os; celle du post-orbitaire, plus réduite, se situe sur la moitié postérieure. Le frontal contribue, pour un tiers de sa longueur, à la formation de la cavité orbitaire.

(D) Jugal (Grotte du Lazaret).-

Le jugal c'est un os plat, d'aspect triangulaire, dont le bord antéro-dorsal constitue les bords inférieur et postéro-inférieur de l'orbite; son bord postérieur est concave, alors que son bord inférieur (= ventral) est légèrement convexe. L'extrémité antérieure de l'os constitue une pointe longue et robuste qui chevauche dorsalement le processus zygomatique du maxillaire chez l'animal vivant. Le processus post-orbitaire forme une longue pointe postéro-dorsale.

En vue médiale, l'os présente une grande fosse coronoïde (elle reçoit, en partie, le processus coronoïde pendant l'adduction de la mandibule) bien limitée dorsalement par une crête qui semble constituer l'origine du muscle "adducteur mandibularis externus". En vue latérale, la surface de l'os porte une ossification dermique.

(E) Carré (Grotte du Lazaret) (Fig. 38, E).-

Chez les Lacertidés, et comme cela est le cas pour le fossile, le carré montre, en vue antérieure et postérieure, un contour sub-rectangulaire.

En vue postérieure, l'os est divisé en deux portions disymétriques par une crête dorso-ventrale (= crête postérieure) bien développée: une région latérale, plus développée, fortement concave (= fosse tympanique) et bien limitée latéralement par une crête tympanique, et une région médiale plus réduite et percée par un petit foramen.

En vue antérieure, l'os présente une forte dépression longitudinale correspondant à la crête postérieure mentionnée ci-dessus. Ventralement, un foramen (= foramen du carré) se situe juste en dessus du condyle mandibulaire.

En vue dorsale, le condyle céphalique, plus ou moins ovale, reçoit dorsalement le squamosal et le supratemporal, et dorso-médialement le processus parotique. En vue ventrale, le condyle mandibulaire a une forme sub-rectangulaire.

Les carrés de plus grande taille montrent une morphologie tout à fait semblable à celle des adultes de L. lepida. Néanmoins, pour quelques carrés de plus petite taille, celle-ci correspondant à celle d'individus jeunes de L. lepida et d'adultes de L. viridis, l'attribution spécifique est plus délicate. Cependant, cette attribution est possible en fonction du degré de développement que présentent quelques structures de cet os. En général, les jeunes de L. lepida possèdent des carrés proportionnellement plus courts et plus robustes que ceux de L. viridis, la région médiale est plus développée et plus orientée médialement, la surface antérieure de la région tympanique est à un moindre degré, celle de la région médiale, montrent sur leur moitié dorsale une surface lisse et allongée, correspondant à une insertion musculaire (probablement celle des muscles abducteur mandibulaire

superficiel externe et medial), plus développée chez L. lepida que chez L. viridis. De plus, le condyle céphalique est comparativement plus développé chez les jeunes de L. lepida que chez L. viridis.

(F) Dentaire (Grotte du Lazaret, Font-Juvenal) (Fig. 38, C).-

Il s'agit d'un os long, avec une limite dorsale et ventrale incurvées vers le bas et une surface latérale convexe en coupe transversale.

En vue labiale, le canal de Meckel reste ouvert dans toute sa longueur, largement ouvert dans sa portion postérieure, il se retrécit vers l'avant où antérieurement il devient plus ou moins ventral à cause du fort développement de l'os splénial. La lame horizontale est concave et avec un rebord arrondi. Le plateau dentaire est faible.

En vue dorsale, le coronofide chevauche postéro-dorsalement le dentaire, ce qui entraîne la formation d'une faible impression sur ce dernier. En vue labiale, une seule encoche postérieure est présente, elle est constituée par l'insertion de l'angulaire et du supraangulaire. Une rangée de foramens labiaux, généralement au nombre de six, se situe sur la moitié dorsale de la face latérale de l'os.

Les dents sont cylindriques, pleurodentes, isodentes et, le plus souvent, bicuspidés, avec une cuspide antérieure petite, et parfois à peine visible ou absente, et une cuspide centrale bien développée. Chez les individus de plus grande taille, les dents centrales sont plus robustes, avec des apex monocuspidés et plus ou moins arrondis. Chez L. lepida, tout comme dans le fossile, les dents les plus antérieures s'inclinent vers l'avant, plus postérieurement elles deviennent droites, puis elles s'inclinent légèrement vers l'arrière. Au niveau de la région centrale, les dents sont à nouveau droites puis elles s'inclinent vers l'avant dans la région postérieure. Chez L. viridis par contre, les dents restent toujours plus ou moins droites.

(G) Splénial (Grotte du Lazaret).-

Chez les Lacertidés, le splénial est fortement développé. L'os est plat, longuement triangulaire, avec sa pointe dirigée antérieurement, et perfore par un large foramen alvéolaire antérieur-inférieur. Chez l'animal vivant, le splénial recouvre, du côté linguale, le canal de Meckel dans presque toute sa longueur et ce n'est qu'antérieurement, près de la symphyse mandibulaire, que le canal de Meckel est visible, réduit à un étroit et court sillon ventral.

(h) Vertèbres (Fig. 39, a).-

Chez les Lacertidés, les vertèbres sont procoeles, avec une longueur du centrum variable selon la position de la vertèbre sur l'axe (vertèbres cervicales plus courtes, postérieurement les vertèbres deviennent plus allongées, avec une longueur du centrum qui augmente légèrement vers l'arrière jusqu'aux deux ou trois dernières vertèbres dorsales qui sont plus courtes). Le centrum est convexe et présente, sur sa face ventrale, une carène hémale plus ou moins développée. L'arc neural s'échancre légèrement antérieurement avec, de chaque côté de l'échancrure, une surface articulaire du type zygosphène.

Les synapophyses sont globuleuses et plus ou moins ovales selon leur position; ainsi, sur les vertèbres cervicales, elles sont ovales et allongées dans le sens postéro-dorsal/antéro-ventral puis, postérieurement, elles deviennent de plus en plus circulaires et petites. Les zygapophyses s'inclinent vers le haut. La neurépine est longue, mince, plus ou moins développée selon la position et l'âge de l'individu et elle se prolonge en une pointe postérieure robuste et qui, généralement, ne dépasse pas la limite postérieure des postzygapophyses. Le condyle et le cotyle sont petits, circulaires ou légèrement aplatis dorso-ventralement.

Les vertèbres cervicales sont du type A (sensu Hoffstetter et Gasc, 1969), avec un intercentrum en position intervertébrale et individualisé ou du type B avec un intercentrum suturé ou fusionné à la portion postérieure du centrum précédent. Ce dernier type se retrouve le plus souvent chez L. lepida. Les vertèbres sacrées sont au nombre de deux, libres ou fusionnées. La première vertèbre sacrée a une largeur des prézygapophyses supérieure à celle qui existe au niveau des postzygapophyses. Dans la deuxième vertèbre sacrée, cette différence est très peu perceptible. En plus, le condyle de la première vertèbre est plus aplati dorso-ventralement et les apophyses sacrées de cette vertèbre sont le plus souvent dirigées vers l'arrière, tandis que dans la deuxième vertèbre sacrée elles se dirigent plutôt vers l'avant (Barbadillo et Sanz, 1983).

Les vertèbres caudales sont du type 3 (sensu Etheridge, 1967), c'est-à-dire, avec une ligne d'autotomie située entre les processus transverses.

La distinction spécifique des vertèbres a été réalisée surtout en fonction de la taille, plus grande chez L. lepida.

(I) Ceinture scapulaire: scapulo-coracoïde (Grotte du Lazaret).-

Les Lacertidés ont une ceinture scapulaire qui résulte de la soudure de quatre pièces, la suprascapula, la scapula, le coracoïde et l'épicoracoïde se succédant dorso-ventralement. Seul la scapula et le coracoïde s'ossifient chez l'animal adulte et ainsi ils sont les seuls éléments de la ceinture scapulaire conservés parmi les fossiles étudiés.

La scapula a une forme de triangle isocèle inversi légèrement incliné vers l'avant, et le coracoïde, en position ventrale, constitue une large lame triangulaire elle aussi. Ces deux éléments sont entièrement soudés l'un à l'autre et les lignes de suture ne sont pas visibles.

Le bord antérieur de l'ensemble présente deux encoches, une dorsale, plus développée (= fenêtre scapulo-coracoïdienne, sensu Lécure, 1968), et

une encoche ventrale (= fenêtre coracoïdienne antérieure) séparées par une baguette osseuse (= procoracoïde).

Le bord postérieur de la scapula est légèrement convexe, tandis que celui du coracoïde, lui, est fortement convexe. Une cavité acétabulaire se situe dans la zone d'union de ces deux éléments osseux. Un grand foramen (= foramen supracoracoïdien) apparaît entre la cavité acétabulaire et la fenêtre coracoïdienne antérieure.

Parmi les Squamates actuellement présents en Europe occidentale, seul les Lacertidés ont une morphologie semblable à celle des fossiles. D'autre part, la taille de ces éléments osseux, relativement grande, correspond bien à celle de L. lepida.

(J) Humérus (Grotte du Lazaret).-

L'humérus des Lacertidés se différencie essentiellement de celui des autres familles de Squamates par l'ensemble des caractères suivants: (1) extrémité proximale légèrement plus large que l'extrémité distale; (2) crête delto-pectorale formant un angle obtus avec le reste de l'extrémité proximale; (3) présence d'arête osseuse pour l'insertion des muscles deltoïde et scapulaire dorsal; (4) gouttière ventrale vaste, formant un angle obtus; (5) condyle radial aplati latéralement; (6) condyle ulnaire bombé; (7) fossettes souscondylienne et coracoïdienne présentes et elles se rejoignent sous la zone articulaire; (8) entépicondyle massif; (9) ectépicondyle réduit; (10) crête ectépicondylaire modérément longue; et (11) présence d'un foramen ectépicondylien (Lécureu, 1969).

Comme pour la plupart des éléments osseux, l'attribution de ces éléments à L. lepida s'appuie sur leur forte taille.

(K) Hémibassin (Grotte du Lazaret).-

Quelques fragments d'hémibassin correspondant généralement à des fragments d'ilions, sont attribués à cette espèce. Comme cela est le cas chez les Lacertidés, l'ilion constitue une baguette osseuse antérieure, robuste, aplatie latéralement, modérément élargie dorso-ventralement et portant une pointe iliaque postéro-dorsale plus ou moins en crochet. Chez Lacerta, seul la taille, plus grande, permet de différencier L. lepida des autres espèces du genre.

Lacerta aff. L. lepida

Matériel et localité.-

- Terra-Amata, Pléistocène moyen ancien, Alpes-Maritimes, France: un maxillaire, un frontal, un postorbitaire, un fragment de pariétal, un jugal, un ptérygoïde, un carré, trois spléniaux, une vingtaine de vertèbres, deux scapulo-coracoïdes, deux humérus, un ilion et quelques côtes et métapodes (IPH), (Fig. 40).

Description et discussion.-

La taille des différents éléments osseux correspond à un lézard qui devait mesurer environ 35cm de long, c'est la taille d'un gros lézard vert (L. viridis) ou bien celle d'un jeune lézard ocellé (L. lepida). Cependant, la morphologie des humérus ou les portions proximale (=condyle huméral) et distale (= ensemble condyle radial et condyle ulnaire) manquent, fait penser qu'il s'agit d'un individu encore jeune où la fusion de ces structures sur l'humérus, comme cela est le cas pour les individus jeunes de L. lepida consultés, n'a pas encore été réalisée. Par contre, chez les

individus de L. viridis comparés, l'humerus, à taille semblable, montre une fusion complète des condyles huméral, radial et ulnaire.

Bien que la plupart des os montrent une morphologie tout à fait comparable à celle du lézard ocellé (L. lepida), quelques différences sont présentes: (1) le maxillaire montre une portion postérieure du processus prefrontal plus haute et le processus zygomatique est plus court que chez l'actuel; (2) le carré montre une morphologie qui le rapproche plus de L. viridis que de L. lepida; l'os est proportionnellement plus haut et moins robuste, la portion médiale est moins développée et plus dirigée antérieurement comme cela est le cas chez L. viridis; (3) le jugal présente une extrémité antérieure et surtout un processus postéro-dorsal plus court et moins robustes que chez les actuels L. lepida et L. viridis; (4) le ptérygoïde a, en vue ventrale, un sillon ptérygoïdien plus profond et limité latéralement par une crête bien développée. Chez L. lepida, le sillon ptérygoïdien est moins profond et la crête latérale, surtout dans sa moitié postérieure, est moins située sur le bord de l'os; (5) en vue dorsale, la crête transverse du ptérygoïde est plus développée et occupe une position plus médiale chez le fossile que chez L. lepida et surtout que chez L. viridis; la région existant entre cette crête et le bord latéral de l'os est plus ou moins concave dans toute sa longueur dans le fossile de Terra-Amata, tandis que chez L. lepida et L. viridis, elle est plus réduite et plus ou moins convexe. En plus, (6) le bord médial du processus palatin du ptérygoïde, est mince et en lame tranchante chez le fossile, tandis que chez L. lepida, le bord est plus arrondi et robuste, et (7) les vertèbres montrent un zygosphène plus étroit, dont les facettes articulaires sont mieux individualisées et les zygapophysys semblent être moins inclinées horizontalement chez le fossile que chez le lézard ocellé (L. lepida). Cependant, une analyse ostéométrique des vertèbres dorsales parasternales, montre que l'indice $H/G \times 100$ (H = largeur entre les postzygapophysys et G =

longueur mesurée entre les pré- et les postzygapophyses) a des valeurs situées entre 78,4 et 96. Si on compare ces valeurs à celles qui ont été données par Barbadillo et Sanz (1983), on constate qu'elles correspondent en taille pour des vertèbres semblable, à celles qui caractérisent L. lepida ou pour une longueur museau-cloaque de 110 à 165mm, c'est-à-dire une classe d'âge 2 (sensu Barbadillo et Sanz, 1983) les valeurs de cet indice oscillent entre 80 et 96, tandis que chez L. viridis, pour une longueur museau-cloaque >105mm (c'est-à-dire une classe d'âge 1, où la taille des vertèbres correspond à celle de la classe 2 de L. lepida et à celle du fossile), les valeurs de cet indice vont de 70 à 84 (Barbadillo et Sanz, 1983).

Dans l'ensemble, le Lacerta de Terra-Amata s'accorde bien avec l'actuel L. lepida, cependant, les différences morphologiques relevées sur le maxillaire, les vertèbres, et surtout sur le carré, le jugal et le ptérygoïde, ne sont pas négligeables. Ces différences sont même importantes si on considère que les caractères ostéologiques sont assez stables dans les espèces de Lacerta. Notons que tout ce matériel vient d'un même gisement et qu'il pourrait correspondre, au moins en majorité, à un même individu juvénile. Il paraît donc délicat d'attribuer ce lézard à l'espèce actuelle L. lepida. Il s'agit, peut-être, d'une espèce voisine de L. lepida où les variations morphologiques sont dues à l'âge de l'animal, très vraisemblablement encore jeune. Cette question ne pourra être réglée qu'à l'aide d'un matériel provenant d'autres gisements et d'une étude morphologique des variations morphologiques au cours de l'ontogénie chez l'espèce actuelle. Dans le doute, j'attribue donc ce matériel à Lacerta aff. L. lepida.

Lacerta viridis Laurenti, 1768.Lacerta cf. L. viridis

(Fig. 39, c)

Matériel et localités.-

- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: un prémaxillaire, un maxillaire, un dentaire et un carré (IPH).

- Baume Claire/Baume Sourde, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: un fragment antéro-médial d'une plaque post-frontale (CAPV).

Description et discussion.-

(A) Prémaxillaire.-

Le prémaxillaire possède onze dents pleurodentes et monocuspides. Les processus maxillaires sont courts; les processus vomériens sont bien développés, triangulaires, dirigés postérieurement et séparés l'un de l'autre par une profonde encoche; le processus nasal est de longueur modérée, plus ou moins rhomboïdal et dépourvu d'ossification dermique.

Le nombre des dents, onze, tout comme l'absence d'ossification dermique sur la face externe du processus nasal, rapprochent ce prémaxillaire de L. viridis. A taille semblable, L. lepida possède un nombre plus réduit de dents, généralement neuf et le processus nasal présente une ossification dermique bien développée.

(B) Maxillaire.-

L'attribution de cet élément osseux à L. viridis se fonde sur l'absence, sur la face médiale du processus préfrontal, d'une impression internasale développée, la présence d'un processus zygomatique plus court et plus haut en vue latérale que chez L. lepida et sur la morphologie des dents, plus minces et avec des cuspidés plus marquées que chez L. lepida.

(C) Plaque dermique post-frontale.-

Seule la portion antéro-médiale de cette structure dermique est conservée. Chez L. viridis, tout comme dans le fossile, le processus antéro-médial de cette plaque montre une ossification dermique qui manque chez les individus comparés de L. lepidus.

(D) Dentaire.-

Le dentaire montre la morphologie typique des Lacertidés, c'est-à-dire: canal de Meckel ouvert dans toute sa longueur, splénial fortement développé et dents pleurodentes, cylindriques, bi- ou tricuspides. Chez le fossile, tout comme chez L. viridis, les dents sont minces, avec une dimension plus ou moins uniforme dans toute la rangée dentaire, plus ou moins verticales et avec un apex central pointu et bien prononcé, tandis que chez L. lepidus, une partie de la rangée dentaire montre des dents plus globuleuses et plus robustes, les dents sont plus ou moins inclinées selon leur position dans la rangée dentaire et les apex, sont le plus souvent plus arrondis.

cf. Lacerta

Matériel et localité.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: un fragment de pariétal (UCBL).

Description et discussion.-

La table du pariétal est plate et nettement plus longue que large. En vue dorsale, elle est couverte par six plaques dermiques ornées de petites

alvéoles (on reconnaît deux plaques fronto-pariétales, deux plaques pariétales, une plaque interpariétale muni d'un foramen pariétal et une plaque occipitale).

En vue ventrale, les branches antérieures de la crête pariétale sont sigmoïdes et antérieurement n'atteignent pas les bords latéraux. Postérieurement, elles convergent et constituent une lame pariétale très réduite. La fosse pariétale est profonde et nettement plus longue que large. La morphologie des branches antérieures de la crête pariétale et surtout celle de la fosse pariétale, rapprochent plus le fossile du genre Lacerta que d'aucun autre Lacertidé européen.

Genre Podarcis (Wagler, 1830).

cf. Podarcis

(Fig. 39, b)

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: un pariétal, cf. Podarcis A (USTL).
- Îles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: un pariétal, cf. Podarcis B (USTL).

Description et discussion.-

Les deux pariétaux montrent une table pariétale légèrement plus longue que large, à surface dorsale plate et couverte par des plaques dermiques finement pointillées en alvéoles et intimement soudées à l'os. Le foramen pineal est bien distinct, situé au centre d'une écaille interpariétale rectangulaire et fusionnée postérieurement à la plaque occipital sur le fossile de Sète; cette écaille est plus ou moins rhomboïde et individualisée sur le fossile des îles Medas. La limite postérieure de l'os

est concave et les processus supra-occipitaux présents seulement dans le fossile de Sète, sont divergents, recourbés postéro-ventralement et modérément développés.

En vue ventrale, les deux branches antérieures de la crête pariétale sont bien distinctes, étroites et atteignent les bords latéraux dans la moitié antérieure de leur longueur; elles convergent postérieurement sans se joindre, mais sont reliées par une lame pariétale transversale (= "lamina parietalis", sensu Fejervary-Langh, 1932) petite mais bien visible. La fosse pariétale est profonde et légèrement plus longue que large.

Parmi les Lacertidés comparés avec les fossiles, Lacerta s. str. montre des branches antérieures de la crête pariétale moins saillantes, n'atteignant pas les bords latéraux antérieurement, et la fosse pariétale est nettement plus longue que large. Chez Psammodrums, et bien que la morphologie soit assez semblable à celle des fossiles, la table du pariétal est plus courte et plus bombée et les processus supra-occipitaux s'orientent plus ventralement. Chez Eremias et Acanthodactylus, la plaque occipitale manque (Arnold et Burton, 1978) et seul le genre Podarcis montre une morphologie semblable, bien que l'attribution générique reste quelque peu douteuse.

Jusqu'à présent le genre Podarcis a été mentionné dans le Pléistocène supérieur de Sardaigne (P. tiliquerta), des îles Baléares (P. lilfordi et P. pityusensis), (Vigne et Alcober, 1985) et de Grenade (aff. Podarcis, Bailon, 1986).

Lacertidae indéterminés.

(Fig. 41: A,B)

Un grand nombre d'éléments osseux, des éléments portant des dents principalement, correspondant à des petits Lacertidés, sont présents dans

presque tous les gisements étudiés. Parmi les nombreux dentaires récoltés, deux types morphologiques peuvent être considérés: (1) un premier type (= type A) où le dentaire, présente une forme subtriangulaire, et est plus haut postérieurement; sa crête dentaire est faiblement convexe et nettement inclinée vers l'avant, (2) un deuxième type (Type B), où le dentaire possède une portion postérieure moins haute par rapport à l'ensemble de l'os et a une crête dentaire et une limite ventrale plus convexes que dans le type A. Le premier type morphologique semble correspondre à celui que présente le genre Lacerta s. str., tandis que le deuxième est présent chez Podarcis et Psammodromus.

Le Type A (type Lacerta s. str.) est présent à Sète (MN 15), aux îles Medas et Seynes (MN 16), dans la Grotte du Lazaret (Pléistocène moyen/Holocène), à La Combe Grenal (Pleistocène supérieur) et à Baume Claire/Baume Sourde (Néolithique moyen), tandis que le type B (type Podarcis-Psammodromus) est connu, au moins, dans les gisements des îles Medas (MN 16), de la Grotte du Lazaret (Pléistocène moyen/Holocène), de la Combe Grenal et de la Grotte du bois du Cantet (Pléistocène supérieur).

Conclusions générales

Les Lacertidés constituent un groupe de Squamates largement représenté dans la plupart des gisements étudiés. Néanmoins, leur grande homogénéité morphologique due à leur faible spécialisation, empêche, le plus souvent, une détermination poussée. Cependant, l'espèce L. lepida semble être présente dès le Pliocène supérieur (MN 16) des îles Medas en Espagne (un neurocrâne); il s'agit de la plus ancienne mention à l'état fossile de cette espèce. Au Pléistocène moyen ancien, une espèce de taille moyenne, très proche de L. lepida (Lacerta aff. L. lepida) est aussi présente dans le gisement de Terra-Amata, en France méridionale. Bien que très proche de

l'espèce actuelle, elle diffère principalement de celle-ci dans la morphologie du jugal, maxillaire, carré, ptérygoïdes et des vertèbres.

Lacerta cf. L. viridis semble être présent dans les gisements du Pléistocène moyen/Holocène de la Grotte du Lazaret et du Néolithique moyen de Baume Claire/Baume Sourde, tous deux en France. D'autre part, des parietaux rapprochés du genre Podarcis (cf. Podarcis), ont été trouvés dans les gisements du Pliocène moyen (MN 15) de Sète et du Pliocène supérieur (MN 16) des îles Medas. Il s'agit aussi, de la plus ancienne mention du genre à l'état fossile.

Infra-Ordre Anguimorpha Fürbringer, 1900.

Super-Famille Anguioidea Gray, 1825

Famille Anguidae Gray, 1825.

Introduction.-

Les Anguidés constituent un groupe de Squamates dont la morphologie du corps varie de court et trapu à long et élancé. Certaines espèces sont pourvues de membres courts, d'autres, comme par exemple les deux espèces actuellement présentes en Europe Anguis fragilis et Pseudopus apodus, en sont totalement dépourvues, tandis que chez d'autres, les membres sont plus ou moins régressés.

Le corps est couvert d'une cuirasse d'écailles dermiques (=ostéodermes) simples, où la forme varie beaucoup suivant leur position sur le corps et la sous-famille. Ils peuvent constituer un éventuel critère de classification (Hoffstetter, 1962). Sur la tête, les ostéodermes sont plus grands et fusionnés aux os crâniens.

La queue est généralement très longue et fragile. Les yeux, même si de taille très réduite, sont toujours fonctionnels et portent une paire de paupières mobiles. Les régions du cloaque et de la partie ventrale des cuisses, quand les membres existent, sont dépourvues de glandes cutanées.

La plupart des Anguidés sont de moeurs terrestres; toutefois, certains plutôt arboricoles, sont parfois pourvus d'une queue préhensile. Certains s'enfouissent dans le sable, d'autres vivent dans les roches ou les troncs d'arbre morts. Diverses espèces préfèrent les endroits secs et chauds, tandis que d'autres sont plus adaptées à la fraîcheur et l'humidité des forêts de conifères ou de chênes. Bien que leur régime alimentaire soit varié, ils restent toujours carnivores. La plupart d'entre eux sont

oviparés (P. apodus p. ex.), d'autres, comme A. fragilis, sont ovovivipares.

Actuellement la famille présente une très large distribution: du Sud-Ouest du Canada et une grande partie du Nord des Etats-Unis jusqu'au Nord de l'Argentine; de la Grande Bretagne à la Chine, Sumatra et Bornéo, entre le cercle polaire arctique et le Nord-Ouest de l'Afrique.

Estes et al. (1988) donnent dix-huit synapomorphies pour caractériser la famille des Anguidae. Les plus importantes du point de vue ostéologique sont: 1) ouverture postérieure du canal vidien située sur la suture du basisphénoïde avec le prootique; 2) dentaire constituant le bord antérieur et dorsal du foramen alvéolaire inférieur antérieur; 3) surface mediale, et moins souvent, la surface latérale des dents striées; 4) vertèbres caudales avec deux paires de processus transverses; 5) présence d'ostéodermes ventraux; 6) écaille fronto-pariétale réduite, avec augmentation de la taille des écailles frontale et pariétale et 7) présence d'un nombre impair et plus généralement d'une seule écaille interpariétale.

Sans rentrer dans des discussions qui sortent du cadre de mon travail, ajoutons simplement que la monophylie de la famille est largement acceptée par la plupart des auteurs (Meszoely, 1970; Sullivan, 1979; Gauthier, 1982; Estes, 1983 et Estes et al., 1988 entre autres).

McDowell et Bogert (1954) et, postérieurement, Meszoely (1970), avec une distribution des genres légèrement modifiée par rapport aux premiers chez ce dernier, considèrent quatre sous-familles parmi les Anguidés: les Anguinae, les Gerrhonotinae, les Diplogossinae et les Glyptosaurinae. Gauthier (1982) et Estes (1983), en plus des quatre sous-familles proposées par Meszoely (1970), en ajoutent une cinquième, les Anniellinae.

Seul des représentants de la sous-famille des Anguinae semblent être présents dans les gisements étudiés.

Sous-famille Anguinae Gray, 1825.

Gauthier (1982), donne dix caractères qu'il considère comme synapomorphes pour les membres de la sous-famille Anguinae: 1) absence du troisième arc branchial; 2) processus palatin du ptérygoïde mesurant, au moins, un tiers de la longueur totale du ptérygoïde; 3) présence d'une seule vertèbre sacrée munie d'une paire de processus transverses dirigés postérieurement et orientés horizontalement; 4) côtes avec des tubercules accessoires; 5) postorbitaire exclu de l'orbite par la présence d'un contact jugal-postfrontal; 6) vertèbres présacrées aplaties ventralement; 7) marges orbitaires du frontal dépourvues d'osteodermes; 8) vertèbres caudales avec hémaphyses situées vers l'arrière et indistinctement fusionnées au centrum; 9) queue deux fois plus longue que le corps et 10) corps allongé et généralement sans membres.

Estes (1983) reprend presque la totalité des caractères énumérés par Gauthier (1982) puis, il rajoute la présence d'une mandibule pourvue d'un angulaire et d'un suprangulaire qui s'étalent devant le coronoïde; la présence d'une fenêtre prémaxillaire; des condyles vertébraux élargis, mais sans la constriction précondyloïde des Varanidés et une deuxième vertèbre sacrée avec des lymphapophyses bifurquées (cet auteur admet, à la différence de Gauthier, la présence de deux vertèbres sacrées chez les Anguinés. Dans mon travail, et en fonction de la présence d'hémaphyses, je considère cette vertèbre comme étant la première vertèbre caudale).

Sullivan (1987), fait une révision des caractères donnés par Estes (1983) et en quelque sorte d'une partie de ceux proposés par Gauthier (1982); il en conclut que la monophylie des Anguinés reste encore à démontrer puisque les caractères cités par Estes (1983) sont présents dans

d'autres groupes; ils ne sont pas assez documentés dans les espèces actuelles et/ou ne sont pas conservés dans les Anguïdés fossiles. Sullivan considère les Anguinés comme un groupe défini par des caractères plésiomorphes et polyphylétique. De futures études pourront, peut être, résoudre ce problème de la nature phylétique de ce groupe. En attendant, j'utilise dans mon travail, le terme "Anguinae" pour indiquer que ce taxon est probablement un taxon polyphylétique.

Les "Anguinés" sont connus depuis le Paléocène moyen (Machaerosaurus torreonensis) des Etats-Unis (Estes, 1983). En Europe, le plus ancien représentant semble être Parapseudopus hallensis de l'Eocène moyen d'Allemagne (Klembara, 1981). Klembara (1979 et 1981) puis Gauthier (1982) considèrent deux groupes morphologiques parmi les "Anguinés": le groupe Pseudopus, constitué par les espèces européennes P. moquintinus de l'Oligocène supérieur, P. pannonicus du Miocène supérieur jusqu'au Pléistocène et l'actuel P. apodus, et le groupe gracile Anguis, constitué par les espèces euro-asiatiques, africaines et nord-américaines attribuées au genre Ophisaurus plus le genre Anguis présent presque partout dans le continent européen et dans certaines régions de l'Asie du sud-ouest et de l'Afrique du nord-ouest. Les relations phylétiques existant entre les espèces d'Ophisaurus d'Europe, d'Afrique et d'Amérique du Nord restent encore inconnues (Gauthier, 1982). Parapseudopus hallensis est considéré comme étant le groupe frère le plus plésiomorphe de tous les "Anguinés" (Gauthier, 1982), tandis que Klembara (1981) le considère comme étant à la base du groupe Anguis.

Sullivan (1987), considère que le terme Ophisaurus ne doit être utilisé que pour désigner les formes américaines. En Europe, les "Anguinés" seraient représentés par le groupe d'espèces Ophisauriscus-Anguis, groupe dont feraient partie Ophisauriscus quadrupes, Propseudopus (=Ophisaurus) voigti, Parapseudopus (=Ophisaurus) hallensis, tous les trois de l'Eocène

moyen d'Allemagne, l'actuel Ophipseudopus (=Ophisaurus) gracilis qu'on trouve en Chine et les espèces appartenant à Anquis, plus les ophisaurés asiatiques et un deuxième groupe constitué par le groupe d'espèces Pseudopus (sensu Klembara, 1979).

En raison de ces problèmes de nomenclature encore non résolus et qui concernent les Ophisaurus (non Pseudopus), j'utiliserai le terme "Ophisaurus" pour désigner une partie du matériel étudié.

Genre Anquis Linné, 1758.

Anquis fragilis Linné, 1758.

- 1976a, Anquis cf. fragilis, Clot et al., p. 152 et 158.
- 1976b, Anquis cf. fragilis, Clot et al., p. 513.
- 1977, Anquis fragilis, Rage, p. 72 et 74, fig. 1.

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: six vertèbres dorsales (USTL).
- Seynes, Pliocène supérieur (MN 16), Gard, France: une dizaine de vertèbres dorsales et deux vertèbres caudales (USTL).
- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: une vertèbre dorsale (USTL).
- Iles Medas, Pliocène supérieur, (MN 16), Catalogne, Espagne: deux fragments de maxillaires, six fragments de dentaires, 26 vertèbres dorsales, une vertèbre sacrée et deux vertèbres caudales (USTL).
- Balaruc, Pléistocène moyen? (plus vieux que la Fage, Mein com. per.), Hérault, France: une vertèbre dorsale présacrée et deux vertèbres caudales (UCBL).

- Montoussé 5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France: une vertèbre cervicale, 115 vertèbres dorsales, deux vertèbres sacrées et 15 vertèbres caudales dont quatre avec plan d'autotomie (CLOT).
- Montoussée 3, Pléistocène moyen, Hautes-Pyrénées, France: 35 vertèbres dorsales, une vertèbre sacrée, 19 vertèbres caudales dont 13 avec plan d'autotomie (CLOT).
- La grotte de la Carrière, Pléistocène supérieur (Riss-Würm), Hautes-Pyrénées, France: un fragment de maxillaire, un dentaire et une vertèbre caudale (CLOT).
- La grotte du Lazaret, Pléistocène moyen/Holocène, Alpes-Maritimes, France: un dentaire gauche, 20 vertèbres dorsales et trois vertèbres caudales (IPH).
- La Combe Grenal, Pléistocène supérieur (Riss III-Wurm II), Dordogne, France: dix vertèbres dorsales et une vertèbre caudale.
- Grotte du bois du Cantet, Pléistocène récent (Würm 4, Magdalénien), Hautes-Pyrénées, France: dix vertèbres dorsales.
- Baume Claire/Baume Sourde, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: une douzaine de vertèbres dorsales (CAV).

Description.-

(A) Dentaire (Fig. 42 A).-

Au total, dix dentaires sont répertoriés dans les différents gisements étudiés (six dentaires dans le gisement du Pliocène des îles Medas, deux dans le gisement d'âge pléistocène de Terra-Amata et un dans chacun des gisements Pléistocènes des grottes de La Carrière et du Lazaret). L'os est de petite taille et court (6,25mm de longueur totale pour le dentaire de plus grande taille).

En vue linguale (=médiale), le canal de Meckel n'est visible que postérieurement où il est partiellement divisé par un septum

intramandibulaire (sensu Estes, 1964) très court. Vers l'avant, le canal de Meckel se rétrécit et se place sur la face ventrale de l'os. La lame horizontale est inclinée medialement et montre un profil concave. Cette lame, montre une échancrure correspondant au foramen alvéolaire antérieur inférieur, placée sous l'avant-dernière position dentaire avec formation d'une épine spléniale (sensu Fejérvary-Langh, 1923) bien développée dans les fragments où cette portion est conservée. Le sillon dentaire est absent ou très peu développé et la symphyse mandibulaire, petite, constitue une pointe émoussée et orientée en direction médiale.

En vue labiale, au moins quatre foramens labiaux (= foramens alvéolaires) sont présents et rangés sur la ligne médiane de l'os. Postérieurement, les processus coronoïde et supraangulaire du dentaire sont modérément développés et dirigés vers l'arrière. Le processus angulaire est cassé dans tous les cas, néanmoins on peut remarquer que l'incisure (=sinus) supraangulaire dépasse antérieurement la limite antérieure de l'incisure (=sinus) coronoïde.

Les dents, au nombre de huit ou neuf, sont subpleurodentes, en forme de crochet, avec un apex aigu et recourbé vers l'arrière, une base faiblement renflée et bien espacées l'une de l'autre. En vue labiale, les dents dépassent la crête dentaire sur les deux tiers de leur hauteur totale.

(B) Maxillaire.-

Le matériel présent dans les gisements des îles Medas et de la grotte de La Carrière est très fragmenté, la morphologie complète de l'os ne peut pas être connue. Néanmoins, la morphologie des dents peut être établie. Comme cela est le cas pour les dentaires, il s'agit de dents subpleurodentes, bien séparées les unes des autres, en forme de crochet avec un apex aigu et recourbé vers l'arrière, et avec une base faiblement

élargie. Le fragment de maxillaire provenant du gisement de la grotte de La Carrière, correspond à une portion antérieure où seul le processus prémaxillaire externe est conservé, le processus prémaxillaire interne étant cassé. Une profonde encoche correspondant au foramen prémaxillaire est bien visible entre ces deux processus.

(C) Vertèbres.-

(1) Vertèbres cervicales.-

Une seule vertèbre cervicale, provenant du gisement du Pléistocène inférieur de Montoussé 5, est attribuée à cette espèce. Il s'agit d'une vertèbre procoele, légèrement plus haute que longue et munie d'une courte hypapophyse en pointe dirigée ventralement. Antérieurement, l'hypapophyse se prolonge en une carène hémale mince qui rejoint la base ventrale du cotyle. Le centrum est convexe en coupe transversale et relativement court.

En vue latérale, les synapophyses, bien détachées de la vertèbre, sont ovales et inclinées dans le sens antéro-ventral/postéro-dorsale.

Le condyle et le cotyle sont faiblement aplatis dorso-ventralement. La neurépine constitue une pointe postérieure haute qui ne dépasse pas la limite postérieure des postzygapophyses. Les surfaces articulaires des pré- et des postzygapophyses sont fortement inclinées vers le haut.

En fonction du développement des synapophyses et de l'hypapophyse, cette vertèbre correspond à une troisième vertèbre cervicale.

(2) Vertèbres dorsales (Fig. 42: B,C,D).-

Les vertèbres dorsales sont procoeles, aplaties dorso-ventralement et modérément allongées.

En vue ventrale, le centrum, plus long que large, montre une surface ventrale plate ou plus rarement légèrement convexe. Les marges latérales (= "margo inferior" ou "margo ventralis"), généralement bien marqués, sont parallèles ou légèrement concaves sur plus de la moitié postérieure du centrum, puis elles divergent antérieurement et atteignent les

synapophyses. Deux petits foramens subcentraux sont le plus souvent visibles sur la face ventrale du centrum.

En vue latérale, la neurepine est longue et modérément haute sur sa moitié postérieure. Antérieurement, elle est basse et constitue une petite carene qui peut atteindre la limite antérieure de l'arc neural. Postérieurement, elle devient plus robuste et plus haute, constituant une pointe interzygapophysaire qui ne dépasse pas la limite postérieure des postzygapophyses. Les foramens latéraux, pas toujours visibles, se situent sur la moitié antérieure de la vertèbre juste en-dessous de la crête interzygapophysaire (= "margo superior").

Le condyle et le cotyle sont aplatis dorso-ventralement. Les surfaces articulaires des pré- et des postzygapophyses sont ovales, modérément dirigées vers l'avant et inclinées vers le haut. L'étranglement interzygapophysaire est profond; la crête interzygapophysaire est bien marquée et l'arc neural manque d'articulation du type zygosphène-zygantrum.

Malgré la grande homogénéité morphologique observée dans la presque totalité des vertèbres dorsales attribuées à cette espèce, quelques différences dues à la position de la vertèbre sur l'axe vertébral peuvent être observées. Il existe parfois de vertèbres légèrement plus courtes et qui présentent sur la face ventrale du centrum une carene hémale plus ou moins mince, très basse et avec des bords latéraux diffus. Chez l'actuel A. fragilis, ce type de morphologie correspond aux premières vertèbres dorsales. De même, une ébauche de carene hémale large et surbaissée est aussi visible sur les dernières vertèbres dorsales de quelques représentants actuels de l'espèce.

Dans le gisement de Balaruc (Pléistocène, d'âge plus ancien que la Fage, Mein, com. pers.), une vertèbre dorsale montre une morphologie assez spéciale. Le centrum est relativement court et ses marges latérales sont nettement divergents vers l'avant. La synapophyse droite est plus ou moins

circulaire et bien détachée de la vertèbre, tandis que la synapophyse gauche est fusionnée à la côte et constitue un processus transverse. Ce même type morphologique a été trouvé dans l'actuel A. fragilis (obs. pers.) et correspond à celui qui apparaît parfois sur la dernière vertèbre dorsale, laquelle présente dans ce cas un début de sacralisation.

(3) Vertèbre sacrée.-

Il s'agit d'une vertèbre légèrement plus longue que large et caractérisée par la présence d'une paire de larges apophyses sacrées fusionnées au centrum. Ventralement, chaque apophyse sacrée est percée, à sa base, par un foramen ventral.

(4) Vertèbres caudales.-

Les vertèbres caudales se caractérisent par leur plus grand allongement par rapport aux vertèbres dorsales, la présence d'hémapophyses fusionnées au centrum sur sa moitié postérieure et de processus transverses bien développés et aplatis dorso-ventralement.

Un grand nombre de ces vertèbres montrent, sur leur moitié antérieure, un plan d'autotomie qui divise la vertèbre et les processus transverses en deux portions dissymétriques: une portion antérieure plus réduite qui comporte la partie la plus antérieure de la vertèbre avec les prézygapophyses et les processus antérieures très réduits et une portion postérieure qui correspond à la plus grande partie de la vertèbre et les processus transverses postérieures toujours bien développés. Chaque vertèbre caudale possède donc, deux paires de processus transverses séparés l'un de l'autre par un foramen basal et le plan d'autotomie quand il existe.

Une des vertèbres caudales présent dans le gisement de La Combe Grenal, montre une morphologie semblable à celle de la vertèbre sacrée. Elle possède un centrum relativement court et des processus transverses bien élargis, mais la présence d'hémapophyses me fait considérer cette

vertèbre comme une vertèbre caudale. Il s'agirait dans ce cas de la première vertèbre caudale.

Discussion.-

Parmi les "Anguinés" actuels et fossiles, la présence de dents plus ou moins espacées, en forme de crochet, avec un apex aigu et une base légèrement renflée, caractérise les "Anguinés" appartenant au groupe d'espèces Ophisaurus-Anquis (sensu Klembara, 1979 et 1981) ou bien le groupe d'espèces Ophisauriscus-Anquis (sensu Sullivan, 1987). Le groupe d'espèces Pseudopus est caractérisé, entre autres, par la présence de dents robustes, peu espacées et munies d'un apex large et arrondi (Klembara, 1979 et 1981; Sullivan, 1987).

Le nombre réduit des dents, tout comme la morphologie générale du dentaire, relativement court, et celle des vertèbres dorsales, avec un centrum à surface ventrale plate et des marges latérales parallèles sur plus de la moitié postérieure de la longueur totale du centrum, distinguent aisément la genre Anquis des autres "Anguinés" connus (Hecht et Hoffstetter, 1962; Meszoely, 1970 et Estes, 1983, entre autres).

Le genre Anquis, connu en Europe depuis l'Eocene supérieur en France (Augé, 1986 et Rage, 1988), est représenté actuellement par une seule espèce: Anquis fragilis, espèce citée aussi à l'état fossile. D'autres "Anguinés" attribués à des espèces différentes d'Anquis fragilis ont été rapportés postérieurement à un genre bien différent, comme cela est le cas pour Anquis robustus du Miocène inférieur de Dolnice en Tchécoslovaquie (Klembara, 1979) et considéré comme un Ophisaurus par Klembara lui même (1981), ou bien reconnu comme une variation morphologique d'Anquis fragilis comme c'est le cas d'Anquis stammeri du Pliocène supérieur d'Allemagne, malgré qu'on continue à le considérer parfois comme une espèce à part entière (Estes, 1983), ou encore on les considère comme "nomen dubium".

comme c'est le cas d'Anquis acutidentatus du Miocène moyen de Sansan, en France et d'Anquis lemanensis de l'Oligocène supérieur des Chauffours, aussi en France (Estes, 1983). Anquis polgardensis du Pliocène d'Hongrie (Bolkay, 1913), est considéré comme un synonyme de Ophisaurus (=Pseudopus) apodus (Estes, 1983).

Anquis fragilis est connu en Europe depuis le Pliocène inférieur (MN 14) de Podlesice en Pologne (Mlynarski, 1962; Mlynarski et al., 1984) ainsi que dans le Pliocène supérieur (MN 15) de Weze (Mlynarski et al., 1984) et de Rebielice Krolewskie (MN 16), tous les deux en Pologne (Mlynarski 1962 et 1977), d'Ivanovce (MN 16) en Tchécoslovaquie (Klembara, 1966) et dans tout le Pléistocène, au moins, dans une très grande partie de l'Europe Centrale et de l'Ouest (Bolkay, 1913; Markert, 1975; Rage, 1977a; Sanchiz, 1980; Szyndlar, 1981; Holman, 1985, 1987 et 1989; Holman et al., 1988; Bailon et al., 1988).

Actuellement Anquis fragilis est présent presque partout dans le continent européen, excepté la moitié sud de la péninsule ibérique, l'Irlande et l'extrême Nord. Il est présent en Grande Bretagne, à l'Est jusqu'à l'Oural, au Caucase, dans certaines régions de l'Asie du Sud-Ouest et de l'Afrique du Nord (Arnold et Burton, 1978; Estes, 1983; Matz et Weber, 1983). Cette espèce présente donc, au Pléistocène tout comme actuellement, une très large distribution. Les différents changements climatiques qui se sont déroulés, au moins, depuis le Pliocène jusqu'à nos jours, semblent ne pas avoir eu une très grande répercussion dans sa distribution, récupérant très vite le terrain perdu pendant les glaciations du Quaternaire. Bien qu'il préfère les endroits humides, ses exigences écologiques, comme le montre sa distribution, sont assez larges. Un fait est au moins à remarquer, Anquis fragilis semble n'avoir jamais atteint la moitié sud de la péninsule ibérique. En effet, aucun des gisements étudiés

ou consultés dans la bibliographie ne montre la présence de cette espèce dans cette région.

Genre Pseudopus .

Pseudopus pannonicus Kormos, 1911.

Pseudopus cf. P. Pannonicus type A.

1976a, Ophisaurus sp., Rage in Clot et al., p. 152 et 158.

1976b, Ophisaurus sp., Rage in Clot et al., p. 513.

Matériel et localités.-

- Vendargues, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: un fragment de maxillaire (USTL).

- Montoussé 5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France: un neurocrâne, un maxillaire, deux frontaux, deux fragments de ptérygoïdes, trois fragments de dentaires, 33 vertèbres dorsales, deux vertèbres sacrées, 66 vertèbres caudales, plusieurs côtes et un grand nombre d'ostéodermes (CLOT).

Description.-

(A) Neurocrâne (Fig. 43, 44).-

Le neurocrâne, présent à Montoussé 5, est pratiquement complet et bien conservé. Seul le processus paraoccipital gauche et les processus basiptérygoïdes manquent.

Les caractères les plus marquants de cet ensemble osseux sont la longueur du processus paraoccipital, lequel dépasse largement la limite postérieure du condyle occipital, l'allongement et rétrécissement de la boîte crânienne et la position, sur le plan vertical, des processus

basioccipitaux et des tubercules pleurooccipitaux (sensu Fejérvary-Langh, 1923).

Seules quelques traces de suture sont visibles entre les différents éléments osseux qui composent le neurocrâne.

En vue dorsale, le supraoccipital, relativement étroit et allongé, montre une crête supraoccipitale très basse et élargie antérieurement. Une crête latérale, concave et fortement divergente sur le processus paraoccipital, semble constituer de chaque côté, la ligne de suture du supraoccipital avec le prootique correspondant. La moitié postérieure du supraoccipital présente, de chaque côté de la crête supraoccipitale, une surface concave limitée latéralement par la crête latérale correspondante. Postérieurement, le supraoccipital constitue le toit du foramen magnum et montre une limite postérieure concave et munie d'une petite échancrure centrale. Les processus paraoccipitaux sont robustes, dirigés postéro-latéralement et longs, ils dépassent nettement la limite postérieure du condyle occipital.

En vue latérale, chaque prootique est divisé en deux régions: une région dorso-latérale, plus ou moins triangulaire, fortement concave, dont la portion antérieure constitue le processus alaire, partiellement cassé, et la portion postérieure, plus rétrécie, qui chevauche le processus paraoccipital correspondant et une région latérale plate munie d'une profonde encoche antérieure (=entaille du trijumeau). Une forte crête diagonale traverse de bas en haut la région latérale du prootique. Postéro-latéralement, le prootique constitue la limite dorsale et antérieure de la fenêtre ovale. L'orifice postérieur du canal vidien s'ouvre entre cet os et le basisphénoïde et deux foramens endolymphatiques traversent la région latérale du prootique. Dorsalement, le processus ascends est fusionné au processus alaire correspondant, légèrement incliné vers le haut et long; sa

limite antérieure dépasse largement la limite postérieure de l'entaille du trijumeau.

En vue ventrale, le basisphénoïde et le basioccipital sont fusionnés entre eux, seule une ébauche de suture est visible entre les processus postérieurs du basisphénoïde et le basioccipital. Le basisphénoïde est très rétréci antérieurement et montre une paire de processus basiptyrgoïdes longs bien que cassés, aplatis latéralement et très rapprochés l'un de l'autre. A leur base, chacun de ces processus est relié au processus basioccipital correspondant par une forte crête concave.

Les processus basioccipitaux (= processus sphénooccipitaux, sensu Fejervary-Langh, 1923) occupent, de chaque côté, la limite postéro-latérale du basioccipital. Ils sont modérément robustes, étroits et orientés dans le plan vertical constituant, avec ses prolongations médiales, la limite postérieure du basioccipital. Les tubercules pleurooccipitaux ne sont pas visibles en vue ventrale et le condyle occipital est robuste et en demi-cercle.

En vue antérieure, la "sella turcica", partiellement endommagée, est profonde et légèrement plus haute que large. La "crista sellaris" est mince et concave et le foramen correspondant au nerf abducens (nerf VI) se loge dans une profonde incision de chacune des parois latérales de la "sella turcica". Ventralement, deux foramens bien développés correspondent à la fusion du canal pour la carotide interne avec le canal vidien antérieur. La cloison qui sépare ces deux foramens chez l'actuel P. apodus a disparu dans notre fossile, très probablement en raison d'une cassure. Le processus parasphénoïde est brisé à sa base, sa morphologie ne peut pas être connue.

En vue postérieure, les processus basioccipitaux sont robustes, en pointe arrondie et dirigés latéro-ventralement. La limite médio-ventrale de chaque processus constitue avec celle de son homologue un arc en demi-cercle. Les processus pleurooccipitaux occupent une position dorsale par

rapport aux processus basioccipitaux. Chaque processus pleurooccipital rejoint dorsalement la crête tubérale de chaque processus paraoccipital. Le condyle occipital est robuste et en forme de rein, avec une petite encoche dorsale. De chaque côté du condyle, s'ouvrent trois foramens: un petit foramen hypoglosse plus médial puis deux autres foramens réunis dans une cavité latérale (passage des nerfs vague et glossopharyngien et de l'artère jugulaire). Le foramen magnum montre une forme plus ou moins carrée.

(B) Maxillaire (Fig. 45, A).-

En vue labiale, le maxillaire montre un processus préfrontal modérément haut, fortement convexe du côté externe et muni d'une forte ornementation dermique. Son bord dorsal est droit et incline postérieurement vers le haut; le bord antérieur est assez irrégulier et le bord postérieur, vertical, porte une petite pointe centrale qui semble signaler le passage du nerf lacrymal sur la face médiale du processus. Au moins cinq foramens labiaux sont présents dont, le premier et le dernier sont les plus développés et prolongés respectivement par un sillon longitudinal antérieur ou postérieur. La crête dentaire, légèrement concave, montre des étranglements interdentaires. Antérieurement, le processus prémaxillaire externe est bien développé et plus long que le processus prémaxillaire interne. Postérieurement, le processus zygomatique est long et robuste. Parfois, un profond sillon longitudinal sépare la zone d'ossification dermique de la rangée des foramens labiaux.

En vue linguale, la lame horizontale est bien développée, modérément convexe et à rebord plus ou moins tranchant. Antérieurement, la lame horizontale se continue par un processus prémaxillaire interne fortement sillonné par l'impression du vomer. Une forte crête (= "impression internassalis", sensu Fedérvary-Langh, 1923) divise partiellement la base de la moitié antérieure du processus préfrontal.

En vue dorsale, la lame horizontale est large et antérieurement traversée par l'impression internasale laquelle constitue une petite pointe médiale que délimite postérieurement la fenêtre voméronasale externe. Le processus prémaxillaire interne présente une crête dorsale tranchante, le foramen maxillaire est bien développé et les deux processus prémaxillaires, interne et externe, sont bien individualisés et séparés par une profonde encoche (=foramen maxillo-prémaxillaire).

Environ quatorze positions dentaires semblent présentes dans un maxillaire hypothétiquement complet. Les dents sont pleurodontes, monocuspides, cylindriques et modérément serrées les unes contre les autres. Une série morphologique graduelle est observée sur la rangée dentaire: les dents antérieures sont plus petites, plus longues que larges et munies d'un apex plus ou moins pointu et généralement bien développées; puis, les dents deviennent de plus en plus larges, surtout dans le sens transversal, robustes, avec un aspect bulbeux et munies d'un petit apex en pointe. La dixième dent est la plus développée. Postérieurement, les dents sont à nouveau plus réduites.

(C) Frontal (Fig. 45, D).-

Deux frontaux, dont un droit et un gauche, sont présents dans le gisement de Montoussé 5. L'un d'entre eux, le gauche, a une taille semblable à celle que présente l'actuel P. apodus (longueur = 13,7mm; largeur = 5,2mm), tandis que le droit montre une plus grande taille (longueur maximale = 18,5mm; largeur mesurée sur la région postérieure = 8,2mm).

L'os montre une forme triangulaire avec son bord médial droit. Aucune trace de fusion avec son symétrique n'est visible; les frontaux étaient bien distincts l'un de l'autre chez l'animal vivant.

En vue dorsale, les frontaux montrent une ornementation dermique tuberculaire dont les tubercules s'anastomosent le plus souvent et constituent des carenes ou rides plus abondantes à la périphérie de l'os. Il n'y a pas de traces de limite entre l'écaille frontale et l'écaille fronto-pariétale, elles semblent avoir été fortement fusionnées. L'écaille interpariétale ne semble pas participer à l'ornementation dermique du frontal, elle devait être très réduite. Sur le frontal de plus grande taille, un robuste processus postorbitaire ("processus parietalo-postfrontalis", sensu Fejérvary-Langh, 1923) dépasse postéro-latéralement le frontal. Dans l'actuel P. apodus, ce processus, toujours réduit et peu proéminent postérieurement, se situe entre le pariétal et le postfrontal. Dans notre fossile, le fort développement du processus augmenterait très fortement la rigidité du crâne dans cette région. Le frontal fossile de plus petite taille montre un processus postorbitaire peu développé comme chez P. apodus. Le développement, faible ou fort, du processus semble être donc lié à la taille de l'animal, et donc à l'ontogénèse.

En vue ventrale, le bord orbitaire du frontal montre une forte impression du préfrontal atteignant les deux tiers de la longueur total de l'os. L'impression du postfrontal est bien marquée sur le bord latéral du processus postorbitaire. La distance existant entre la limite postérieure de l'impression du préfrontal et la limite antérieure de l'impression du postfrontal est assez réduite dans les deux frontaux fossiles étudiés. Chez l'actuel P. apodus, cette distance est de deux à trois fois plus grande, tandis que dans le frontal attribué à P. pannonicus et figuré par Fejérvary-Langh (1923; planche I; fig. 2a), cette distance semble n'être que légèrement supérieure à celle de nos fossiles. La diminution de cette distance dans les fossiles est due à un allongement postérieur de l'impression du préfrontal.

(D) Ptérygoïde (Fig. 45, C).-

Deux fragments portant des dents et provenant du gisement de Montoussé S, semblent correspondre à cet élément osseux. Seul la partie centrale de l'os est conservée (les processus antérieures, palatin et transversal, ainsi que les processus postérieures, carré et basisphénoïde, manquent).

La région dentigère est constituée par deux ou trois rangées longitudinales de dents plus ou moins anastomosées entre elles, confluentes à leurs extrémités et déplacées du côté médial de l'os.

Le sillon ptérygoïdien est profond et étroit postérieurement, puis il s'élargit de plus en plus vers l'avant.

En vue dorsale, l'insertion du palatin et de l'ectoptérygoïde sont faiblement marquées; la crête transverse, partiellement cassée, semble être courte et peu proéminente. Aucun foramen pour le passage des nerfs n'est visible sur la face dorsale.

(E) Dentaire (Fig. 45, B).-

L'état de conservation des dentaires, très usés et fragmentés, ne permet pas une description détaillée. Néanmoins, la morphologie des dents correspond bien à celle que présente le genre Pseudopus: dents pleurodentes, robustes, généralement avec des apex striés, avec une série de dents antérieures cylindriques qui deviennent de plus en plus larges et bulbeuses dans la région centrale et avec des apex arrondis (Klembara, 1979, 1981; Roček, 1980; Sullivan, 1987).

Le sillon dentaire (= "sulcus dentalis") est présent seulement sous les premières positions dentaires, au niveau de la symphyse mandibulaire. La lame horizontale s'incline médialement et le canal de Meckel occupe une position ventrale. Dans les deux dentaires étudiés, une petite encoche correspondant au foramen alvéolaire antérieur-inférieur apparaît en vue linguale.

(F) Vertèbres.-

(1) Vertèbres dorsales (Fig. 46: a,b,c,d).-

Il s'agit de vertèbres procoeles, robustes, généralement légèrement plus larges que longues, aplaties dorso-ventralement et de grande taille, dont le centrum peut atteindre une longueur de 8,5mm.

En vue ventrale, le centrum est triangulaire, avec des limites latérales bien marquées, divergentes antérieurement et à surface ventrale plate. Une dépression longitudinale, parfois prolongée sur la face ventrale du condyle, est généralement présente sur les vertèbres de plus grande taille. Il n'y a pas d'étranglement précondyloire et les foramens subcentraux sont petits et pas toujours visibles. Les surfaces articulaires des postzygapophyses sont rectangulaires et étirées latéralement.

En vue dorsale, la vertèbre montre un étranglement interzygapophysaire fortement marqué. Les surfaces articulaires des prézygapophyses sont rectangulaires.

En vue latérale, la neurépine occupe un peu plus de la moitié postérieure de l'arc neural. Dans les vertèbres où cette structure est plus ou moins conservée, la neurépine est robuste, légèrement plus haute que longue et avec des bords antérieur et postérieur inclinés vers l'arrière. Le plus souvent, la neurépine se prolonge antérieurement par une carène osseuse plus ou moins développée. Les synapophyses sont fortement construites, plus ou moins ovales suivant la position de la vertèbre sur l'axe vertébral, et inclinées dans un axe antéro-ventral/postéro-dorsal. Les foramens latéraux sont très petits et situés entre la limite dorsale de la synapophyse et la crête postérieure des prézygapophyses.

En vue antérieure, le canal neural est surbaissé et triangulaire. Le cotyle est aplati dorso-ventralement et les surfaces articulaires des

prézygapophyses s'inclinent fortement vers le haut. Une carène transversale, relie chaque synapophyse au côté correspondant du cotyle.

(2) Vertèbre sacrée (Fig. 46, g).-

Cette vertèbre montre un aspect très massif. Elle est légèrement plus large que longue et porte des apophyses sacrées partiellement cassées, occupant toute la longueur du centrum, dirigées latéro-ventralement et percées ventralement par un foramen.

La surface ventrale du centrum montre une carène hémale modérément développée.

(3) Vertèbres caudales (Fig. 46 e,f).-

Les vertèbres caudales sont généralement plus longues que larges. Les hémaphyses sont fusionnées au centrum sur les deux tiers postérieures de celui-ci et la neurépine, à peine ébauchée sur l'arc neural, constitue une longue pointe postérieure. Les processus transverses sont aplatis dorso-ventralement, placés sous les prézygapophyses et dirigés antéro-ventralement. Le plan d'autotomie est le plus souvent absent ou légèrement ébauché; les deux processus latéraux qui composent chaque processus transverse sont généralement fortement soudés entre eux. Les foramens latéraux sont peu visibles.

Les vertèbres caudales les plus antérieures montrent, en vue dorsale, une morphologie semblable à celle des vertèbres dorsales (vertèbres modérément courtes et larges), néanmoins, elles diffèrent de ces dernières par la présence d'hémaphyses toujours fusionnées au centrum, d'un arc neural très surbaissé et d'un cotyle et condyle moins aplatis dorso-ventralement. Le plan d'autotomie est absent.

(G) Côtes.-

Les côtes sont unicipitales et montrent une surface articulaire plus ou moins rectangulaire. Le processus postéro-dorsal est toujours cassé et

le processus antéro-ventral constitue une crête que n'atteint pas la tête articulaire de la côte.

(H) Ostéodermes.-

Les ostéodermes sont simples, avec une ornementation dermique de type vermiculaire et des bords latéraux taillés en biseau. Une carène longitudinale, parfois prolongée sur l'aire basale de l'ostéoderme, est présent sur un petit nombre d'ostéodermes latéro- et médio-dorsaux. Toutes les régions du corps, ostéodermes ventraux compris, sont représentées.

Discussion.-

Une ouverture postérieure du canal vidien située sur la suture du basisphénoïde avec le prootique, une surface médiale des dents généralement striée, deux paires de processus transverses sur les vertèbres caudales, la présence d'ostéodermes ventraux, bords antérieur et dorsal du foramen alvéolaire antérieur inférieur formés par le dentaire, sont des caractères considérés comme des synapomorphies pour la famille des Anguidae (Estes, 1964; Meszoely, 1970; Estes, 1983; Estes et al., 1988).

Parmi les Anguidés, seuls les "Anguinés", et plus précisément le genre Pseudopus (sensu Klembara, 1979, 1981 et Sullivan, 1987) montre un ensemble de caractères qui correspond à celui du matériel fossile. Au moins la morphologie des dents (dents antérieures modérément robustes et cylindriques, plus postérieurement larges, massives et avec des apex unicuspidés réduits) différencient aisement le fossile des sous-familles Diploglossinae, Gerrhonotinae, Glyptosaurinae et Anniellinae (sensu Gauthier, 1982).

Chez les "Anguinés", Anguis fragilis montre un nombre plus réduit de dents et, tout comme Ophisaurus (sensu Klembara, 1979, 1981) ou Ophisaurus et Ophisauriscus (sensu Sullivan, 1987), entre autres caractères, les dents sont plus espacées, plus ou moins en forme de crochet, avec des apex en

pointe bien développée. Seul Ophisaurus acuminatus du Pliocène inférieur d'Allemagne (Klembara, 1981), montre des dents de type molariforme, mais sa taille plus réduite tout comme l'absence d'ossification dermique massive, le différencient du fossile.

C'est pourtant le genre Pseudopus qui présente le plus grand nombre de ressemblances avec notre matériel. Pseudopus est connu en Europe par trois espèces: P. moquintinus (= P. fraasi in Klembara, 1981) présent de l'Oligocène supérieur jusqu'au Miocène supérieur d'Allemagne, Pologne, France et Tchécoslovaquie (Klembara, 1981), P. pannonicus du Miocène supérieur de l'U.R.S.S., le Pliocène d'Autriche, Pologne, Hongrie et Tchécoslovaquie et le Pléistocène de Pologne, Hongrie et Roumanie (Klembara, 1981; Estes, 1983) et l'actuel P. apodus connu au moins depuis le Pliocène supérieur de Pologne (Klembara, 1986). Ces trois espèces semblent constituer une lignée phylétique bien établie et unique; leurs différences sont minimes et basées sur la taille et la robustesse des différents éléments osseux (Fejervary-Langh, 1923; Mlynarski, 1962; Klembara, 1981; Estes, 1983). P. moquintinus ne semble pas avoir atteint le Pliocène, donc il n'est pas considéré dans ce travail.

La morphologie générale du neurocrâne allongée et rétrécie latéralement, la présence de longs processus paraoccipitaux, une surface dorso-latérale du prootique fortement concave et une "sella turcica" légèrement plus haute que large, constituent des caractères qui différencient le fossile de l'actuel P. apodus et de l'espèce fossile P. pannonicus. Néanmoins, des processus paraoccipitaux aussi longs que dans le fossile semblent être parfois présents dans les exemplaires de plus grande taille chez l'actuel P. apodus ce qui représente un caractère lié à l'ontogénèse de l'espèce (Klembara, com. pers.). La signification des autres différences morphologiques précédemment citées reste encore à

établir, il pourrait s'agir de différences liées à l'ontogénie ou bien des différences spécifiques.

L'actuel P. apodus, bien que morphologiquement très semblable au fossile, diffère par sa plus petite taille, par la présence de tubercules pleurooccipitaux prolongés dorsalement par une crête postéro-transversale qui sépare l'ensemble des foramens correspondant au passage des nerfs hypoglosse et vague du processus basioccipital et non disposés sur le plan vertical. La présence chez P. apodus d'une structure de ce type a déjà été signalée par Fejérvary-Langh (1923).

D'autre part, chez P. apodus, l'impression du postfrontal sur la face ventrale du frontal est moins développée et la séparation existant entre la limite antérieure de cette impression et la limite postérieure de l'impression du préfrontal est nettement plus grande que chez le fossile. Sur le frontal attribué à P. pannonicus et figuré par Fejérvary-Langh (1923, planche I; fig. 2a), cette distance semble être semblable à celle du fossile de Montoussé 5. P. apodus montre, en plus, au moins un foramen sur la face dorsale du ptérygoïde qui n'existe pas chez le fossile; la zone d'insertion de l'ectoptérygoïde est plus marquée et l'ossification dermique du processus préfrontal, quand elle existe, est toujours moins développée.

Seul l'allongement et le rétrécissement du neurocrâne différencient le fossile de P. pannonicus. S'agit-il d'un phénomène lié à l'ontogénèse de l'espèce, comme cela semble être le cas pour la longueur des processus paraoccipitaux ou bien, s'agit-il d'un caractère plus important, conduisant à créer une nouvelle espèce?. En l'état actuel, une réponse précise ne peut pas être donnée. Je considère le fossile comme une forme très proche de P. pannonicus et je l'attribue à Pseudopus cf. P. pannonicus.

Pseudopus cf. P. pannonicus type B

Matériel et localité.-

- Vallée de la Canteranne, Pliocène indéterminé, Roussillon, France:
un fragment de maxillaire, un fragment de pariétal, deux palatins (droit et gauche), un postfrontal, un postorbitaire, un carré droit, deux vertèbres cervicales fusionnées, sept vertèbres caudales et plusieurs côtes et ostéodermes.

Description.-

(A) Maxillaire.-

Un seul fragment de maxillaire portant deux dents est présent dans le gisement. Les dents sont pleurodentes, très robustes, bombées, étirées transversalement et avec des apex arrondies. Elles diffèrent de celles des gisements de Vendargues et de Montoussé 5 par leur plus grande taille.

(B) Pariétal (Fig. 47: A,B).-

Seule une portion du processus supratemporal droit est conservée. Ce fragment de pariétal se caractérise, comme le reste des éléments osseux trouvés dans ce gisement, par sa grande taille (longueur maximale mesurable = 27mm). Le pariétal complet devait mesurer au moins 50mm.

En vue ventrale, la crête postfovéale, bien développée, s'incline antéro-latéralement et converge antérieurement avec la crête cranio-pariétale correspondante, laquelle est robuste et avec un rebord ventral arrondi. Un sillon profond et modérément large est limité latéralement par la crête postfovéale et médialement par la cloison latérale de la fosse pariétale.

En vue dorsale, la "carina arcuata" est faiblement marquée et décrit un arc dont la limite ventro-médiale ne dépasse pas antérieurement la limite ventrale de la crête postfovéale. La portion postéro-médiale de l'os

manque, néanmoins la zone de fracture présente dans le fossile, nous indique l'absence d'incisura pariétale.

(C) Postfrontal (Fig. 48, E).-

Un postfrontal droit est présent dans le gisement (largeur maximale= 11,6mm; longueur= 15,9mm). L'os est triangulaire et montre un bord antérieur concave qui constituait la limite postéro-supérieure de l'orbite. Le bord dorsal et le bord ventral sont en biseau. Les insertions du frontal et du pariétal sont marquées sur le bord dorsal et celles du jugal et du postorbitaire sur le bord ventral.

(D) Postorbitaire.-

Seule la moitié antérieure d'un postorbitaire gauche est présente. Le rebord ventral est arrondi et convexe, constituant, avec le squamosal, la limite dorsale de la fenêtre temporale ventrale. Antérieurement, l'os se termine en une pointe robuste et arrondie.

En vue latérale, une longue crête longitudinale divise l'os en deux parties, une partie supérieure plate et une partie inférieure incurvée médialement. La limite dorsale de l'os, constituée pour une très grande partie par la zone d'insertion avec le postfrontal, montre, dans son tiers postérieur, une lame réduite dont la limite dorsale devait constituer la zone d'insertion avec le pariétal. Aucune trace de chevauchement du pariétal n'est visible sur l'os. Postérieurement, une échancrure modérément développée formait antérieurement et ventralement la fenêtre temporale dorsale qui devait être peu étendue.

(E) Palatin (Fig. 49, A).-

Deux palatins (droit et gauche) de grande taille sont présents dans le gisement (longueur maximale entre le processus ptérygoïdien et le processus vomérien= 21,9mm; largeur maximale sous les processus= 6,8mm).

L'os est robuste, plus long que large et bifurqué antérieurement en deux processus. 1) Le processus antéro-médial (=processus vomérien) qui

constitue une longue pointe dirigée antéro-ventralement, à surface ventrale arrondie et limitée à sa base par une crête qui marque la limite postérieure de l'insertion du vomer sur l'os. Cette crête présente dans sa portion centrale une pointe émoussée. 2) Le processus maxillaire, qui est cassé, et dont la morphologie n'est pas connue. Le processus jugo-maxillaire est en biseau et constitue un crochet dirigée postérieurement. L'ensemble de ces deux processus constitue le processus antéro-latérale de l'os qui est percé par un canal longitudinal (= "canalis palatinus pro nervo supraorbitalis", sensu Fejérvary-Langh, 1923; = canal infraorbitaire, sensu Jollie, 1960).

La région dentigère forme une surface ovale avec trois rangées de dents. Les dents, incluses dans une abondante matrice cémentante, sont très usées et plus ou moins arrondies. En vue ventrale, une longue crête diagonale délimite la zone d'insertion du ptérygoïde sur le palatin.

La limite postérieure de l'os est oblique et bilobée, avec un lobe médial large et court qui constitue la zone d'articulation avec le ptérygoïde et un lobe latéral plus étroit qui correspond à la surface libre du palatin.

En vue dorsale, le palatin présente trois foramens médiaux situés sur une ligne oblique qui se prolonge antérieurement en un sillon profond qui débouche à la base du processus vomérien.

(F) Carré (Fig. 48: A,B,C,D).-

Il s'agit d'un os pyramidal et caractérise par la grande robustesse des structures qui le composent (hauteur= 16,1mm; largeur maximale= 14,3mm; largeur du condyle mandibulaire= 7mm; longueur du condyle mandibulaire= 6,2mm).

En vue latérale, la crête tympanique, assez convexe, se continue postéro-dorsalement avec la portion latérale du condyle céphalique, l'incisure postfrontalo-squamosale est donc absente. Ventralement, cette

crête atteint la base du condyle mandibulaire. La portion latérale de la "pars columnaria" s'élargit transversalement en demi-cercle dans sa moitié supérieure et rejoint dorsalement l'épiphyse columnaire. Le condyle mandibulaire, très globuleux, est individualisé du reste de l'os par un étranglement précondyloïde. La limite postérieure de l'os est fortement convexe.

En vue médiale, la crête ptérygoïde, bien développée, montre sur sa moitié supérieure une ossification de type épiphysaire qui rejoint postéro-dorsalement l'épiphyse columnaire.

En vue antérieure, l'os présente un aspect pentagonal; l'épiphyse columnaire se prolonge sur la crête antérieure en deux fortes crêtes latérales et la crête antérieure est large et robuste.

En vue postérieure, la fosse tympanique est haute, profonde et bien limitée médio-latéralement et dorsalement. La crête postérieure est large et robuste.

En vue ventrale, le condyle mandibulaire a une surface articulaire convexe longitudinalement.

En vue dorsale, l'os présente un aspect massif. Le condyle céphalique, plus ou moins circulaire, est séparé de l'épiphyse columnaire par une forte entaille transversale, très probablement due à l'insertion du squamosal. L'incision postfrontalo-squamosale manque et les encoches existant sur la face médiale, entre la crête ptérygoïde et le condyle céphalique d'une part, et l'épiphyse columnaire d'autre part, sont peu profondes.

(G) Vertèbres.-

Seule des vertèbres cervicales et caudales sont présentes dans le gisement, les vertèbres dorsales manquent.

(1) Vertèbres cervicales (Fig. 49, B).-

Les vertèbres cervicales présentes sont au nombre de deux et sont fortement fusionnées entre elles. Elles sont courtes et montrent sur leur

face ventrale une hypapophyse verticale commune aux deux vertèbres. La morphologie des synapophyses montre qu'il s'agit d'une deuxième et d'une troisième vertèbre cervicale.

(2) Vertèbres caudales.-

Ces sont des vertèbres très robustes et massives. Les hémaphyses sont fusionnées au centrum vertébral; la neurépine est reléguée postérieurement en une pointe interzygapophysaire longue. Le condyle et le cotyle sont aplatis dorso-ventralement. En vue dorsale, l'étranglement interzygapophysaire est faiblement marqué et maximal postérieurement. Les limites latérales divergent antérieurement. Il n'y a pas de plan d'autotomie visible. En vue latérale, la "margo lateralis" et la "margo inferior" convergent antérieurement et délimitent une surface triangulaire convexe à l'intérieur de laquelle se situe le foramen latéral correspondant.

En vue ventrale, un profond sillon, limité latéralement par les hémaphyses, longe la surface ventrale du centrum. En vue antérieure, le canal neural est triangulaire et très bas. En vue postérieure, une carène relie les postzygapophyses et constitue un pseudozygantrum, bien que la structure correspondant (pseudozygosphène) ne soit pas présente.

(H) Ostéodermes et plaques céphaliques.-

Les ostéodermes, caractérisés par leur grande robustesse, présentent une taille et une forme variable en fonction de leur position sur le corps. Leur morphologie correspond très bien à celle des Ophisaurés en général: ostéodermes dorsaux plus robustes que les ventraux, plus ou moins rectangulaires et avec des bords latéraux taillés en biseau (Hoffstetter, 1962). L'ornementation est de type vermiculaire et il n'y a pas de carène longitudinale.

Les plaques céphaliques se caractérisent par leur grande robustesse et une ornementation de type vermiculaire et parfois tuberculaire. Elles se

différencient des ostéodermes principalement par l'absence d'aire basale et de bords latéraux en biseau.

Discussion.-

Des palatins munis de dents sont présents chez quelques Anguïdés (Meszoely, 1970), chez des Varanoïdes comme Lanthanothus (McDowell et Bogert, 1954), Heloderma (Rieppel, 1980; Pregill et al., 1986) et le fossile Saniwa (Gilmore, 1928), dans neuf genres d'Iguanidés (Etheridge et de Queiroz, 1988) et chez la plupart des serpents (Parker, 1977). La morphologie générale du palatin, très différente de celle que présentent les serpents, le nombre de dents, très réduit chez Lanthanothus, Saniwa et Heloderma, tout comme la présence d'un canal infraorbitaire entouré par le palatin, maxillaire et préfrontal chez les Iguanidés (Jollie, 1960), nous indiquent sans aucun doute que ces palatins appartiennent bien à un Anguïdé. Parmi les Anguïdés, la présence de dents sur le palatin, de côtes avec un tubercule accessoire et de vertèbres caudales avec des hémaphyses fusionnées au centrum constituent un ensemble de caractères qu'on ne trouve que chez quelques représentants de la sous-famille des "Anguinae". A l'intérieur de la sous-famille, des pariétaux munis d'une crête postfovéale bien développée et dépourvus d'incisure pariétale, tout comme des dents robustes, massives et avec un apex arrondi, constituent, entre autres, des caractères qui différencient nettement le groupe Pseudopus du groupe d'espèces Ophisaurus-Anguis (sensu Klembara, 1979, 1981). La grandetaille des éléments osseux qui composent notre matériel fossile distingue aisément ce matériel de l'espèce fossile P. moquintinus, de taille plus réduite. Dans ce travail, je compare le fossile avec l'actuel P. apodus et le fossile P. pannonicus.

Le pariétal de la Canterrane diffère des pariétaux attribués à P. pannonicus par Fejérvary-Langh (1923, planche I, fig. 1 et 1a) et par

Klembara (1986, planche I, fig. 1 et 2, et planche II, fig. 4) et surtout de l'actuel P. apodus, par la morphologie de la crête postfovéale qui semble être plus ou moins droite dans sa portion antérieure chez ces deux espèces, tandis que dans notre matériel elle s'incline nettement antéro-latéralement, et par la présence d'un profond sillon limité par la crête postfovéale et la cloison latérale de la fosse pariétale. Ce sillon manque chez l'actuel P. apodus et aussi d'après les figures proposées par Fejérvary-Langh (1923) et Klembara (1986) chez P. pannonicus.

Chez P. apodus, les palatins sont, en proportion, plus minces et plus allongés, avec une surface dentaire moins développée, tandis que le palatin attribué à P. pannonicus par Fejérvary-Langh (1923, planche I, fig. 7 et 7a) semble présenter une morphologie semblable à celle du fossile. Les différences morphologiques par rapport à P. apodus semblent être dues à la plus forte taille de cet élément osseux.

La morphologie du carré correspond bien à celle qui a été décrite pour P. pannonicus par Fejérvary-Langh (1923). Néanmoins, il diffère de ceux figurés par Fejérvary-Langh (1923, planche I, fig. 3 et 3a) et par Klembara (1986, planche IV, fig. 3 et 4) au moins par une crête tympanique plus convexe, une portion latérale de la "pars columnaria" plus large et plus développée et une crêteptérygoïde plus réduite. Chez P. apodus, la surface articulaire du condyle mandibulaire s'étire plus transversalement, l'incisure postfrontalo-squamosale est bien présente, le condyle céphalique est plus allongé. La portion latérale de la "pars columnaria", moins développée, ne se prolonge pas dorsalement sur l'épiphyse columnaire et le prolongement de cette dernière sur la crête antérieure du carré est absent.

Le postorbitaire diffère au moins de celui de P. apodus par la présence d'une crête longitudinale sur la face latérale de l'os, l'absence d'une zone d'insertion avec le pariétal développée et la présence d'une

fosse temporale qui semble être plus développée que dans les exemplaires de P. apodus que j'ai pu consulter.

Les autres éléments osseux ne montrent pas de différences notables par rapport à P. apodus et P. pannonicus. Néanmoins, ils diffèrent par leur plus grande taille.

La taille des différents éléments provenant de la Canterrane, semble correspondre à un individu qui devait mesurer au moins 2m de longueur.

Une comparaison avec le matériel fossile provenant des gisements de Vendargues et de Montoussé 5 ne peut pas être réalisée, seules les vertèbres caudales constituent des éléments communs entre ces deux gisements et celui de la Canterrane. Ces vertèbres caudales diffèrent entre elles par leur plus grande taille et leur robustesse dans ce dernier gisement. Les différences morphologiques entre ces gisements ne peuvent pas être établies. J'attribue donc ce fossile à Pseudopus cf. P. pannonicus type B.

cf. Pseudopus.

1989, "Ophisaurus" sp., vertèbre morphotype A, Bailon (p.8, fig. 3).

Matériel et localités.-

- Zujar, Pliocène moyen/supérieur, Grenade, Espagne: une vertèbre dorsale (LPUG).
- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: deux vertèbres caudales et cinq ostéodermes (USTL), une vertèbre dorsale et une vertèbre caudale (UCBL).
- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: deux vertèbres dorsales et plusieurs ostéodermes (USTL), trois vertèbres dorsales et deux ostéodermes (UCBL).

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: une vertèbre dorsale (USTL).

- Balaruc, Pléistocène inférieur (plus vieux que la Fage, Mein com. per.), Hérault, France: une portion antérieure de vertèbre caudale et deux ostéodermes (UCBL).

- Montoussé 3, Pléistocène moyen, Hautes-Pyrénées, France: une vertèbre dorsale et un ostéoderme (CLOT).

Description.-

Les vertèbres dorsales (Fig. 50: A,C) sont robustes, massives et de taille moyenne ou grande (la longueur du centrum varie entre 4 et 7mm). Le centrum montre une surface ventrale lisse, plate ou légèrement convexe et ses limites latérales sont droites et divergentes antérieurement. Les pré- et les postzygapophyses montrent des surfaces articulaires étirées transversalement et la neurépine, le plus souvent cassée, est modérément haute et cantonnée à la moitié postérieure de l'arc neural. Cet ensemble de caractères ne diffère guère de celui que présente l'actuel P. apodus et les fossiles attribués à Pseudopus cf. P. pannonicus type A et B. Chez Ophisaurus (sensu Klembara, 1979, 1981) les vertèbres sont généralement de taille moyenne ou petite et les marges latérales du centrum sont généralement plus concaves. Les vertèbres caudales et les ostéodermes correspondent bien, en fonction de la taille, à l'actuel P. apodus. La pauvreté du matériel empêche une détermination précise et une comparaison entre les différents gisements. J'attribue cet ensemble de fossiles à cf. Pseudopus.

Genre Ophisaurus Daudin, 1803.

"Ophisaurus" sp.

1989, "Ophisaurus" sp., Bailon, p. 7-8, fig. 3a-b et 3f-g.

Matériel et localité.-

- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: un dentaire droit et une vertèbre dorsale (USTL). Ce matériel a déjà été décrit par Bailon (1989) et attribué à "Ophisaurus" sp..

Description.-

Le dentaire est un os de petite taille (5,3mm de long). Le canal de Meckel occupe une position ventrale devant le foramen alvéolaire antérieur inférieur et se prolonge antérieurement sur la face latéro-ventrale de la symphyse mandibulaire. Un septum intramandibulaire (sensu Estes, 1964) subdivise le canal de Meckel.

En vue linguale, la lame horizontale, modérément convexe et fortement inclinée vers le haut sur son tiers postérieur, reste plus ou moins perpendiculaire à la paroi latérale dans toute sa longueur. Sous la quatrième position dentaire (comptée à partir de l'arrière), la lame horizontale montre une profonde encoche correspondant à la limite antérieure et dorsale de foramen alvéolaire antérieur inférieur, avec une épine spléniale bien individualisée. Le processus coronoïde du dentaire est court et forme une pointe arrondie et robuste; la crête coronoïde (= "carina coronoidea", sensu Fajárvary-Langh, 1923) est à peine ébauchée.

En vue labiale, le processus supra-angulaire est court et ne dépasse pas, postérieurement, le processus coronoïde; l'incision coronoïde, petite, est surmontée par une forte impression du coronoïde. L'incisure supra-angulaire, profonde et modérément allongée, atteint la dixième position

dentaire (comptée depuis l'avant). Le processus angulaire est cassé. Six foramens labiaux s'alignent à mi-hauteur de l'os. Treize positions dentaires sont visibles, les trois dernières dents sont présentes mais leurs pointes sont cassées. Cet ensemble de caractères correspond bien aux Anguidae et plus précisément aux "Anguinae".

En fonction du nombre de positions dentaires et de leur resserrement, de l'allongement de l'os, de la morphologie du processus coronoïde (court et robuste), du processus supra-angulaire plus court que le précédent, et de la crête coronoïde réduite, il est possible d'attribuer ce dentaire à Ophisaurus (sensu Klembara, 1979, 1981). Le genre Pseudopus (sensu Klembara, 1979, 1981) possède des dents généralement plus espacées, un processus coronoïde en forme de lame, une crête coronoïde bien développée et un processus supra-angulaire dépassant nettement la limite postérieure du processus coronoïde. Pseudopus paraît donc distinct de notre fossile.

aff. Ophisaurus.

Matériel et localité.-

- Iles Medas, Pliocène supérieur, (MN 16), Catalogne, Espagne: un dentaire droit (USTL).

Description et discussion.-

Il s'agit d'un os modérément élancé et de petite taille (environ 6mm de longueur totale) (Fig. 51).

En vue linguale, la lame horizontale est concave, plus ou moins perpendiculaire à la paroi latérale sous les cinq dernières positions dentaires puis, antérieurement recourbée médialement. Une petite encoche (=foramen alvéolaire antérieur inférieur) est visible dans la limite

ventrale de la lame horizontale sous la dixième position dentaire. Cette encoche est limitée antérieurement et dorsalement par la lame horizontale et ventralement par un petit septum transversal qui relie la paroi latérale du dentaire à la zone où devait se placer l'épine spléniale qui, dans ce cas, n'est pas individualisée comme cela se produit chez tous les Ophisaures de notre matériel de comparaison ou figurés dans la littérature consultée. Entre la sixième et la dixième position dentaire, la lame horizontale se prolonge ventralement et entoure partiellement le canal de Meckel. L'impression du splénial est bien visible dans cette zone puis, à partir du foramen alvéolaire antérieur inférieur et vers l'arrière, elle est profonde et surmontée par la lame horizontale. Postérieurement, cette impression atteint la limite antérieure de la dernière dent. Antérieurement, la lame horizontale devient à nouveau plus ou moins perpendiculaire à la paroi latérale et se continue dans une symphyse mandibulaire petite et bilobée.

Le canal de Meckel occupe, vers l'avant, une position ventrale et se prolonge sous la symphyse mandibulaire. Entre la septième et la dixième position dentaire, le canal de Meckel est partiellement entouré par le dentaire et réduit à un étroit sillon ventro-latéral. Postérieurement, ce canal est largement ouvert et subdivisé par un septum intramandibulaire bien développé. L'ouverture du foramen intramandibulaire se situe sous la troisième position dentaire comptée à partir de l'arrière.

Le processus coronoïde du dentaire est modérément court, en pointe arrondie et dirigé vers l'arrière. Une crête longitudinale, formée par l'insertion du coronoïde, divise partiellement le processus.

En vue labiale, sept foramens labiaux sont placés sur la ligne médiane de l'os. Postérieurement, le processus coronoïde du dentaire montre une impression causée par l'insertion du coronoïde. Les processus supra-

angulaire et angulaire sont cassés; leur morphologie reste inconnue. L'encoche ou incision supra-angulaire devait être bien développée.

Les dents sont pleurodentes, isodentes, subconiques, avec des bases faiblement élargies, unicuspidées, avec un apex pointu, légèrement courbées vers l'arrière et modérément espacées les unes des autres. En vue labiale, les dents dépassent la crête dentaire sur la moitié de leur longueur totale. Quatorze positions dentaires sont présentes.

La présence d'un canal de Meckel ventralement exposé, subdivisé par un septum intramandibulaire et d'une encoche supra-angulaire développée, sont des caractères considérés comme des synapomorphies des Anguimorpha (sensu Estes et al., 1988). Dans ce groupe de lézards, seul les Anguïdés montrent une ouverture du foramen alvéolaire antérieur inférieur limitée antérieurement et dorsalement par le dentaire (Estes, 1964; Estes, 1983).

Des dents pleurodentes, subconiques, unicuspidées, munies d'un apex en pointe dirigé vers l'arrière, légèrement recourbées et modérément espacées, caractérisent parmi les Anguïdés, le groupe d'espèces Ophisaurus-Anguis (sensu Klembara, 1979, 1981) ou le groupe d'espèces Ophisauriscus-Anguis (sensu Sullivan, 1987). Chez Anguis, les dentaires sont plus courts, les dents plus espacées et leur nombre plus réduit. C'est Ophisaurus (sensu Klembara, 1979, 1981) qui présente une morphologie des dents et du dentaire globalement plus proche de notre fossile. Néanmoins, aucun des "Ophisaurus" qui ont été comparés avec notre matériel ne montre une morphologie du foramen alvéolaire antérieur inférieur semblable et le canal de Meckel est toujours plus largement ouvert et ne constitue pas, entre la septième et la dixième dent, l'étroit sillon qui caractérise le fossile de Medas. La signification systématique de ces deux caractères n'a pas pu être établie. La rareté du matériel (un seul dentaire) ne permet pas de savoir s'il s'agit de variations pathologiques, avec une plus grande prolifération osseuse au niveau du foramen alvéolaire antérieur inférieur et du canal de

Meckel, ou de variations morphologiques avec une valeur spécifique, voir même générique. L'état actuel des connaissances sur ce groupe de lézards, bien que largement étudié, mais encore peu connu dans ses relations phylétiques et morphologiques, ne permet pas de donner plus de précisions. J'attribue ce dentaire à aff. "Ophisaurus" pour indiquer que, bien que légèrement différent d'"Ophisaurus", il s'agit du groupe de lézards dont la morphologie est la plus proche du fossile.

Le dentaire des îles Medas diffère essentiellement de celui attribué à "Ophisaurus" sp. du Pliocène supérieur de Balaruc II (Bailon, 1989; Bailon, ce travail) par la présence dans ce dernier d'une lame horizontale non recourbée médialement, postérieurement plus droite et inclinée vers le haut, la présence d'une épine spléniale bien développée, un foramen alvéolaire antérieur inférieur avec une limite ventrale libre et par la présence d'un canal de Meckel plus ouvert ventralement.

cf. "Ophisaurus"

Morphotypes vertébraux

Dans ce chapitre j'inclue une série de vertèbres provenant des différents gisements étudiés et dont la morphologie, dans l'ensemble, correspond bien à celle que présentent les Anguidés en général: vertèbre avec un centrum plat ou légèrement convexe, condyle et cotyle aplatis dorso-ventralement, absence de constriction précondylaire et de structure articulaire du type zygosphène-zygantrum, neurépine modérément robuste, située sur la moitié postérieure de l'arc neural et prolongée en une petite pointe postérieure. Cependant, elles diffèrent de celle des vertèbres attribuées à cf. Pseudopus (voir ci-dessous). Ces fossiles ne semblent pas appartenir à ce dernier genre; toutefois, en raison des problèmes de

nomencature encore non résolus et qui concernent les Ophisaurus (non Pseudopus), cet ensemble de vertèbres est ici attribué à cf. "Ophisaurus".

Morphotype I (Fig. 50, B).-

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: une vertèbre dorsale antérieure et une vertèbre dorsale moyenne (USTL).

Les vertèbres sont de petite taille (4mm de longueur du centrum) et se caractérisent par un arc neural convexe en coupe transversale et surmonté par une neurépine mince et prolongée antérieurement par une carène osseuse. Sur la moitié postérieure de l'arc neural existe, de chaque côté de la neurépine, une dépression qui marque la zone d'insertion de la musculature épisomatique. La limite postérieure de l'arc neural est concave en vue dorsale et l'étranglement entre les zygapophyses est bien marqué.

En vue ventrale, le centrum est modérément allongé et convexe en coupe transversale; les limites latérales sont faiblement divergentes antérieurement et concaves latéralement et la moitié antérieure du centrum montre une carène hémale large et écrasée.

Morphotype II.-

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: deux vertèbres dorsales.

L'ensemble de caractères correspond bien à celui du morphotype I, mais ces vertèbres en diffèrent par l'absence de carène hémale et la présence d'un centrum plus large et plus court. Il s'agit, très probablement, de variations morphologiques dues à la position des vertèbres sur l'axe vertébral à l'intérieur d'une même espèce.

Morphotype III.-

- Sète, Pliocène moyen (MN15), Hérault, France: deux vertèbres dorsales.

Ces deux vertèbres sont modérément courtes, avec un centrum convexe en coupe transversale et à bords latéraux convexes et diffus. L'étranglement interzygapophysaire est profond et court.

Morphotype IV.-

1989, "Ophisaurus" sp. morphotype B, Bailon, p. 8, fig. 3

- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: une vertèbre dorsale.

La vertèbre est de petite taille (longueur totale légèrement inférieure à 3mm); sa morphologie générale rappelle celle déjà décrite pour Anguis fragilis. Néanmoins, la présence d'un centrum où les marges latérales ne sont pas parallèles, nous permet de la rapprocher d'"Ophisaurus".

CONCLUSIONS

Parmi les Anguidés, seule la sous-famille des Anguines, très probablement poliphylétique (Sullivan, 1987), est représentée dans les gisements étudiés du Pliocène et du Pléistocène de l'Europe sud-occidentale.

Le genre Anguis, avec l'espèce Anguis fragilis, est très abondant dans les gisements du Pliocène et du Pléistocène du sud de la France et du nord-est de l'Espagne, mais il est absent dans les gisements étudiés du sud de l'Espagne. Anguis fragilis, ne semble donc pas atteindre, pendant le Pliocène et le Pléistocène, l'Espagne méridionale, où il est toujours absent actuellement.

Le genre Ophisaurus (sensu Klembara, 1979 et 1981), considéré comme polyphylétique par Sullivan (1987), est très probablement représenté par deux formes différentes: "Ophisaurus" sp. du Pliocène supérieur de Balaruc II et aff. "Ophisaurus" du Pliocène supérieur îles Medas; chacune d'entre elles est représentée par un dentaire. La série de morphotypes vertébraux provenant des différents gisements Pliocène sont aussi attribués, avec quelques réserves, à "Ophisaurus". Il s'agit des plus récents fossiles attribués à Ophisaurus (sensu Klembara, 1979 et 1981).

Pseudopus (sensu Klembara, 1979 et 1981), est présent dans le matériel étudié, au moins, depuis le Pliocène inférieur ou moyen de Zujar (Grenade, Espagne) jusqu'au Pléistocène moyen de Montoussé 3 (Hautes Pyrénées, France) où il constitue, avec le gisement du Pléistocène inférieur de Montoussé 5, le premier représentant du groupe trouvé dans le Quaternaire d'Europe occidentale; en Europe centrale, Pseudopus est encore courant à cette période.

Le Pliocène de la vallée de la Canterrane a fourni un fragment de maxillaire, un fragment de pariétal, deux palatins, un postfrontal, un postorbitaire, deux vertèbres cervicales, plusieurs vertèbres caudales, ostéodermes et plaques céphaliques correspondant apparemment à un même individu de très grande taille (Pseudopus cf. P. pannonicus type B). Il s'agit d'une forme très proche de P. pannonicus, espèce très répandue dans le Miocène supérieur et surtout dans le Pliocène d'Europe centrale. Il diffère de celle-ci et surtout de l'actuel P. apodus par la morphologie du pariétal (lequel possède une crête postfovéale inclinée antéro-latéralement et séparée de la fosse pariétale par un profond sillon absent chez P. pannonicus et P. apodus) et du carré (lequel présente, au moins, une fosse tympanique plus convexe, une "pars columnaria" plus large et une crête ptérygoïde plus réduite que chez P. pannonicus et P. apodus). Le gisement du Pliocène de Vendargues (avec un maxillaire) et celui du Pléistocène

inférieur de Montoussé 5 (avec un neurocrâne, un maxillaire, deux frontaux, deux fragments de ptérygoïdes, quelques fragments de dentaires, plusieurs vertèbres dorsales et caudales et un très grand nombre d'ostéodermes), ont aussi fourni un Pseudopus (Pseudopus cf. P. pannonicus type A), de taille plus réduite que celui de la Canterrane et très proche de P. pannonicus. Il en diffère par la morphologie générale du crâne, plus allongé et rétréci latéralement que chez le dernier.

Seules les vertèbres caudales et les ostéodermes constituent des éléments communs aux gisements de la Canterrane et de Montoussé 5. Les relations morphologiques existant entre ces deux formes proches de P. pannonicus, ne peuvent donc pas être établies. D'autre part, la signification systématique des différences morphologiques existant entre ces deux formes et P. pannonicus reste inconnue. Sur la base du matériel étudié (peu abondant ou très fragmenté), il n'est pas possible d'établir s'il s'agit de différences morphologiques liées à la taille ou à l'âge de l'animal, c'est-à-dire, des différences liées à l'ontogenèse ou bien, s'il s'agit de différences suffisamment importantes et de niveau interspécifique.

Super-Famille Varanoidea Gray, 1827

Famille Varanidae Gray, 1827

Introduction.-

Suivant la conception classique, les Varanidés constituent une famille représentée actuellement par le seul genre Varanus, avec environ une trentaine d'espèces distribuées en Afrique (mais pas Madagascar), l'Asie du sud, les Philippines, la Mélanésie, l'Australie, la Tasmanie et la Nouvelle-Guinée. Pregill et al. (1986) et Estes et al. (1988) incluent le genre monospécifique Lantanothus, présent à Bornéo, dans les Varanidés. Dans ce travail, je considère les Varanidés au sens classique, Lantanothus étant exclu.

Il s'agit en général de lézards de grande taille, pouvant atteindre jusqu'à trois mètres de long, avec une tête étroite portée à l'extrémité d'un long cou très mobile. Le genre de vie est variable selon les espèces; quelques unes sont semi-arboricoles, la plupart terrestres et parfois plus ou moins aquatiques. Les membres sont toujours présents, modérément longs et pourvus de fortes griffes qui permettent à l'animal de creuser des terriers où ils se mettent à l'abri.

Du point de vue physiologique, ces animaux présentent une grande résistance locomotrice, consacrant une grande partie de son activité à la chasse. Ils préfèrent les endroits à températures élevées. Les membres de la famille, possèdent une langue hautement adaptée à la chimioréception qu'ils utilisent activement pour repérer leurs proies. Essentiellement carnassiers, ils s'alimentent de toutes sortes de proies vivantes ou mortes, de préférence de petits vertébrés, mammifères inclus, qu'ils déchirent à l'aide des dents et des griffes et avalent sans mâcher. Ils sont ovipares, pondant de 7 à 35 oeufs dans des nids creusés dans le sol.

La famille, et plus précisément le genre Varanus, présente, entre autres, les synapomorphies suivantes : foramen lacrymal double; contact supraoccipital/pariétal long ; processus descendants des frontaux en contact sous le tractus olfactif; jugal réduit; dents du ptérygoïdes et du palatin absentes; réduction de la conque externe du carre; dentaire avec processus coronôïde et surangulaire réduits; dents généralement tranchantes, avec des bases élargies et labyrinthiques; émargination postérieure du coronôïde présente; vertèbres cervicales allongées et vertèbres dorsales avec constriction précondylaire (Hoffstetter et Gasc, 1969; Estes, 1983; Pregill et al., 1986 et Estes et al., 1988).

Le plus ancien Varanidé fossile date du Crétacé supérieur (Campanien) d'Amérique du Nord (Palaeosaniwa; Estes, 1983). En Europe et en proche Asie soviétique, la famille est représentée par trois genres: le genre Saniwa, présent dans l'Eocène inférieur de Belgique et de France (Hoffstetter, 1943; Hecht et Hoffstetter, 1962; Godinot et al., 1978; Estes, 1983) et dans l'Oligocène inférieur de l'U.R.S.S. (Zerova et Ckhikvadze, 1986), le genre Iberoveranus, considéré comme un descendant des Saniwa ouest-européens (Hoffstetter, 1969), connu dans le Miocène moyen de l'Espagne et du Portugal (Hoffstetter, 1969; Antunes et Rage, 1974) et le genre Varanus représenté par V. hoffmanni dans le Miocène moyen et supérieur de France et d'Allemagne (Estes, 1983), V. cf. hofmanni dans le Miocène moyen de l'Espagne (Hoffstetter, 1969), V. tyrsiensis et V. pronini du Miocène moyen de l'U.R.S.S., V. lunqui et V. semjonovi du Miocène supérieur de l'U.R.S.S. (Zerova et Ckhikvaze, 1986) et V. marathonensis du Pliocène de Grèce, d'Hongrie et de Turquie (Estes, 1983) et probablement dans le Pliocène supérieur d'Espagne (Varanus sp. proche de V. marathonensis, Sanz, 1977). Le Varanidé signalé par Morelli (1891) dans le Pléistocène italien, demande une confirmation (Estes, 1983).

Genre Varanus Merren, 1820

cf. Varanus type A

Matériel et localités.-

Moreda, Grenade, Espagne, Pliocène moyen/supérieur (MN 15/16):
une vertèbre dorsale assez détériorée; un fragment du centrum d'une
vertèbre dorsale; un fragment du centrum d'une vertèbre cervicale et deux
fragments vertébraux (USTL).

Description.-

Tous les fragments de vertèbres appartiennent à un animal de
taille modérée, d'environ 75 ou 80 cm (longueur maximale mesurable de la
vertèbre dorsale = 11 mm; longueur de l'arc neural = 9,5 mm). La vertèbre
est plus longue que large et présente un aspect modérément robuste (Fig.
52: A,B,C,D,E).

En vue ventrale, le centrum, partiellement incomplet, s'élargit
antérieurement et possède une surface ventrale convexe en coupe
transversale et dépourvue de carene hemale. Les marges latérales sont
légèrement concaves. La surface d'articulation du cotyle est largement
visible, car sa limite ventrale est bien décalée vers l'arrière par rapport
à sa limite dorsale. La portion correspondante du condyle manque sur la
vertèbre. Néanmoins, la morphologie de cette région vertébrale, peut être
établie grâce au fragment postérieur du centrum d'une autre vertèbre
dorsale. Il présente une nette constriction précondylaire suivie d'un
élargissement du centrum lui-même (=collerette précondylaire, sensu
Hoffstetter, 1969) et située à la base du condyle. Deux petits foramens
subcentraux sont présents. Les surfaces articulaires des pré- et des
postzygapophysys sont ovales et dirigées obliquement.

En vue dorsale, l'arc neural ne possède pas d'articulation du type zygosphène. Antérieurement, la pars tectiformis (sensu Hoffstetter, 1969) est bien individualisée du reste de la vertèbre par deux dépressions accusées, au fond modérément anguleux et qui convergent postérieurement. L'étranglement interzygapophysaire est modérément marqué. La neurepine, cassée dans sa moitié antérieure, est robuste et constitue postérieurement une petite pointe. Antérieurement, la neurepine se prolonge sur la pars tectiformis constituant une petite carène osseuse.

En vue latérale, l'arc neural est surélevé dans sa portion postérieure. La neurepine semble être plus longue que haute, avec une limite supérieure, au moins dans la portion conservée, convexe. Un seul foramen latéral, le droit, apparaît en position assez haute sur la moitié antérieure de la vertèbre. L'axe du condyle s'oriente nettement en direction postéro-dorsale.

En vue antérieure, le canal neural est triangulaire et légèrement plus large que haut. Le cotyle, bien développé, est aplati dorso-ventralement. Les surfaces articulaires des pre- et des postzygapophyses s'inclinent dorsalement.

En vue postérieure, le condyle est large et fortement aplati dorso-ventralement.

Le fragment du centrum correspondant à une vertèbre cervicale, présente un condyle plus petit et moins aplati que celui de la vertèbre dorsale et une constriction précondylaire à peine apparente. Ventralement, l'hypapophyse est robuste, courte, et présente une extrémité distale bilobée où se produit, chez l'animal vivant, l'union avec l'intercentrum de la vertèbre suivante et qui porte aussi les épiphyses qui caractérisent les Varanidés (Hoffstetter et Gasc, 1969).

Discussion.-

La présence de vertèbres dorsales avec (1) une surface ventrale lisse, transversalement convexe et dépourvue de carène hemale, (2) d'une constriction précondylaire légèrement prolongée par une collerette précondylaire séparant postérieurement le centrum, (3) d'un condyle aplati dorso-ventralement et avec une surface articulaire nettement dirigée dorsalement, (4) d'un centrum élargi antérieurement, (5) d'une pars tectiformis bien individualisée du reste de l'arc neural, et (6) de vertèbres cervicales avec une hypapophyse courte, robuste et pourvue d'une pièce épiphysaire supplémentaire différencient aisément la famille des Varanidae du reste des Squamates (Hoffstetter, 1969; Hoffstetter et Gasc, 1969; Estes, 1983; Pregill et al. 1986).

Chez les Varanides fossiles européens, le genre Saniwa possède, entre autres caractères, une élévation antérieure de l'arc neural portant deux reliefs latéraux, interprétés par Gilmore (1928) comme un zygosphène rudimentaire, et appelés pseudozygosphène par Hoffstetter (1969). Ce type de structure articulaire est absent chez notre fossile, dans le genre monospécifique Iberovaranus et dans les espèces actuelles et fossiles de Varanus.

Le genre Iberovaranus est connu dans le Miocène moyen de la Catalogne, Espagne (I. catalaunicus, Hoffstetter, 1969) et Lisbonne, Portugal (I. cf. catalaunicus, Antunes et Rage, 1974). Les différences morphologiques relevées entre ces deux formes ibériques sont faibles et semblent être dues à des variations intracolumnaires (Antunes et Rage, 1974). Iberovaranus se différencie essentiellement de Varanus par la présence de vertèbres plus étroites, d'un condyle moins large et par l'absence d'une constriction précondylaire développée.

Nos vertèbres fossiles, montrent un allongement et un élargissement antérieur du centrum semblable à celui d'Iberovaranus, mais le

condyle est nettement plus large et aplati dorso-ventralement que chez ce dernier genre. D'autres caractères, bien que moins marqués, différencient le fossile de Moreda d'Iberoveranus: collerette précondylaire moins développée chez ce dernier (surtout dans les vertèbres attribuées à I. cf. catalaunicus); pars tectiformis plus différenciée de l'arc neural dans notre fossile et étranglement interzygapophysaire plus important et plus décalé vers l'arrière chez Iberoveranus (surtout chez I. cf. catalaunicus).

Même si l'état de notre matériel, assez fragmentaire, ne nous permet pas une attribution générique sûre, le fort aplatissement dorso-ventral du condyle et, en moindre mesure, le développement de la constriction et de la collerette précondylaire rapprochent plus notre matériel fossile du genre Varanus que d'Iberoveranus. J'attribue donc ce fossile à cf. Varanus type A pour le différencier de l'autre Varanidé du Pliocène supérieur de Balaruc II (voir ci-dessous).

La plupart des espèces fossiles attribuées à Varanus, ont été décrites de façon dispersée, ces descriptions sont anciennes et n'ont jamais été réétudiées. Une révision et actualisation de la description de ces espèces est nécessaire. Ainsi, pour le Miocène européen la plupart des Varanidés ont été attribués à V. hoffmani, mais Zerova et Ckhikvadze (1984, 1986) montrent qu'au moins quatre espèces différentes correspondant à des fossiles attribués à V. hoffmani sont présentes dans le Miocène de l'U.R.S.S.: (V. tyrasiensis, V. pronini, V. semojoni et V. lunghi), tandis que pour le Pliocène elles ont été attribuées à V. marathonensis.

V. hoffmani (V. cf. hoffmani du Miocène d'Espagne compris), V. semojoni, V. marathonensis, les formes inédites du Miocène inférieur de Vieux-Collonges et du Miocène moyen de La Grive-Saint-Alban, toutes deux en France (obs. pers.) et Varanus sp. du Pliocène espagnol, possèdent des vertèbres plus courtes et robustes, de plus grande taille, avec un centrum fortement élargi antérieurement et une constriction précondylaire et des

étranglements interzygapophysaires plus marqués que dans notre matériel. V. tyrasiensis a des synapophyses divisées en para- et diapophyses (Zerova et Ckhikvadze, 1984 et 1986) et V. pronini possède, au moins, un centrum fortement convexe et un condyle petit (Zerova et Ckhikvadze, 1986). V. lunghi présente un allongement vertébral semblable à celui de notre fossile, mais cette espèce montre un condyle et un cotyle moins larges et une constriction précondylaire moins développée (caractères considérés comme primitifs par Zerova et Ckhikvadze, 1986).

Parmi les espèces actuelles, V. monitor, V. varius, V. griseus, V. niloticus, V. bengalensis, V. salvator, V. exanthematicus et V. rudicollis, ont été observées. Seul V. griseus, présent actuellement en Afrique du Nord, au Proche Orient jusqu'en Inde du nord-ouest, montre, pour une taille semblable, un ensemble de caractères proche de celui du fossile de Moreda (vertèbre modérément allongée, centrum pas trop élargi antérieurement, pars tectiformis surmontée d'une petite carène osseuse, et condyle large et aplati dorso-ventralement), mais cette espèce présente une pars tectiformis légèrement plus courte et des constriction et collerettes qui semblent être plus marquées.

Hooijer (1972), considère que dans les espèces actuelles de Varanus, la base de la neurépine atteint presque le bord antérieur de l'arc neural, tandis que dans les espèces fossiles elle finit dans la moitié antérieure de cet arc, comme cela est le cas dans notre fossile. Chez quelques espèces actuelles, telles que V. griseus et en moindre mesure V. niloticus (obs. pers.), le bord antérieur de la neurépine est vertical et prend naissance sur la partie postérieure de la pars tectiformis, laquelle est surmontée d'une petite carène osseuse (trace d'insertions des ligaments interépineux?) tout comme dans notre matériel. Je considère que la présence de neurépines plus courtes antérieurement chez les Varanidés fossiles, ne peut pas être un caractère de différenciation avec les espèces actuelles

puisque'il existe des varans actuels V. griseus et V. niloticus par exemple dont le développement de la neurepine est semblable à celui des fossiles. Ajoutons que dans une grande partie des espèces actuelles, la portion antérieure de la neurépine, même si elle atteint la pars tectiformis, est très fragile et peu ossifiée; pendant le processus de fossilisation, même si cette partie existait, elle a pu disparaître.

cf. Varanus type B.

Localités et matériel.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: une vertèbre caudale (UCBL).
- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: un fragment de dentaire gauche et une vertèbre caudale (SAE).

Description et discussion.-

Le fragment de dentaire (Fig. 53: A,B), cassé en deux parties, montre un canal de Meckel ouvert dans toute sa longueur, déplacé du côté ventral et qui constitue un sillon qui se rétrécit progressivement vers l'avant.

En vue linguale, la lame horizontale est large et inclinée ventro-médialement. Il n'y a pas de sillon interdentaire. En vue labiale, au moins trois foramens labiaux s'ouvrent à mi-hauteur de l'os.

Les dents, au nombre de huit, sont subpleurodentes, pointues, comprimées latéralement, recourbées postéro-médialement (dentition typique d'un lézard prédateur) et avec un rebord antérieur et postérieur tranchant. La base des dents est élargie et munie de stries longitudinales. Cette striation est due à une disposition interne de la dentine (= plicidentine), laquelle produit des invaginations labyrinthiques à l'intérieur de la base

de chaque dent (Bullock, 1942). Ce type de disposition de la dentine est très bien visible sur une des dents de notre matériel laquelle est tronquée à sa base. La formation de "plicidentine" est considérée comme une synapomorphie partagée par les genres actuels Varanus, Heloderma et Lanthanothus (Rieppel, 1978 et 1980). Une disposition semblable est présente aussi dans la famille fossile Necrosauridae connue depuis le Crétacé supérieur jusqu'à l'Oligocène moyen ou final d'Amérique du nord et d'Europe (Augé, 1986). Il s'agit donc d'une synapomorphie partagée par tous les Varanoidea en général (anciens Platinota), (Estes et al., 1988). Un petit foramen médial est visible à la base de chaque dent. A plus fort grossissement (Fig. 53, C), la dent a un bord antérieur et postérieur tranchant et crénelé.

Les vertèbres caudales sont de taille moyenne (environ 6mm de longueur du centrum), longues et étroites. La neurepine, partiellement cassée et placée sur la moitié postérieure de l'axe vertébral, est haute, modérément robuste, fortement aplatie latéralement et avec un bord antérieur et postérieur vertical. Les processus transverses sont cassés à sa base, cependant, on peut observer qu'ils sont aplatis dorso-ventralement.

Le centrum est long, étroit et muni sur sa face postéro-ventrale de deux processus hémaphysaires prolongés antérieurement par une carène ventrale. L'état des vertèbres, assez détérioré, ne permet pas de savoir si ces processus sont fusionnés ou non aux hémaphyses. Cependant, il faut signaler que chez les Varanidés, ces processus ne sont pas fusionnés aux hémaphyses. Le condyle et le cotyle sont modérément aplatis dorso-ventralement; les pré- et les postzygapophysies sont inclinées vers le haut et montrent une surface articulaire étirée vers l'avant. Il n'y a pas d'articulation du type zygosphène-zygantrum, ni de traces du plan d'autotomie, et l'étranglement interzygapophysaire est faiblement marqué.

Des vertèbres caudales avec des processus hémaphysaires situés sur la face postéro-ventrale du centrum; processus transverses aplatis dorso-ventralement et simples; absence de plan d'autotomie; surfaces articulaires dirigées vers l'avant et neurépine haute, robuste et occupent la moitié postérieure de l'arc neural caractérisent, parmi les formes actuelles, la famille Varanidae et plus concrètement le genre Varanus (Etheridge, 1967; Hoffstetter et Gasc, 1969).

Parmi les autres groupes de lézards, seul les Anguidés, et plus concrètement le genre Pseudopus, connu aussi dans le Pliocène français, montre, à taille égale, une morphologie semblable. Néanmoins, chez Pseudopus, les zygapophyses ont des surfaces articulaires étirées transversalement et la neurépine est plus réduite et prolongée postérieurement dans une pointe interzygapophysaire qui n'existe pas chez les Varanidés.

La morphologie des dents, tout comme celle des vertèbres caudales, montrent qu'il s'agit sans doute d'un représentant de la famille Varanidae. Malheureusement, la pauvreté du matériel, tout comme son état de conservation, assez détérioré, ne permet pas une attribution générique précise. L'âge des gisements (Pliocène moyen et supérieur, exclue, du point de vue chronologique, notre fossile de Saniwa, n'est connu que dans l'Eocène inférieur de Belgique et de France (Hoffstetter, 1943; Hecht et Hoffstetter, 1962; Godinot et al., 1978; Estes, 1983) et dans l'Oligocène inférieur de l'U.R.S.S. (Zerova et Ckhikvadze, 1986). D'autre part, la morphologie et le nombre des dents différencient le fossile des actuelles V. niloticus et V. rudicollis, lesquelles ont un nombre plus élevé de dents, de V. exanthematicus qui montre des dents plus bulbeuses et serrées, de V. bengalensis avec des dents plus verticales et moins aplaties latéralement et de V. salvator dont les bases des dents sont moins

élargies, et le rapproche de V. marathonensis du Pliocène de Grèce, Hongrie et de Turquie (Estes, 1983) et de l'actuelle V. griseus.

La morphologie du cotyle et du condyle, modérément aplatis dorso-ventralement, rapprochent le fossile de Balaruc et de Sète du Varanide du Miocène Iberovaranus (Antunes et Rage, 1974, p. 54, fig. 2a) et de V. marathonensis (Fejervary, 1918, Tab. II, fig. 19 et 20) et les différencient de tous les Varanides actuels consultés, dont le condyle et le cotyle sont plus larges et plus aplatis. La neurépine, semble être plus robuste chez Iberovaranus (Antunes et Rage, 1974, p. 54, fig. 2c), tandis que chez V. marathonensis (Fejervary, 1918, Tab. II, fig. 15 et 17) tout comme chez les espèces actuelles V. niloticus, V. monitor et V. varius la neurépine montre une morphologie semblable à celle de notre matériel avec un bord antérieur et postérieur vertical.

Comme nous pouvons le constater, la morphologie du dentaire et des vertèbres caudales rapprochent plus les fossiles du genre Varanus que d'aucun autre Varanidé connu. Cependant, l'absence de pièces osseuses avec une signification systématique plus importante, ne permet pas une attribution sûre à ce genre. J'attribue donc ce fossile à cf. Varanus.

Conclusions.-

Bien que peu nombreux, des restes fossiles correspondant à des Varanides sont présents dans les gisements du Pliocène moyen (MN 15) de Sète et supérieur (MN 16) de Moreda, Espagne et de Balaruc II en France.

Le fossile de Moreda, dont seul la morphologie d'une vertèbre dorsale est partiellement connue, montre un mélange de caractères primitifs (vertèbre allongée et centrum modérément élargi antérieurement) que l'on trouve chez Iberovaranus du Miocène moyen de la péninsule ibérique et de V. lunghi du Miocène supérieur de l'U.R.S.S., et de caractères évolués (constriction précondylaire marquée et condyle bien aplati dorso-

ventralement) absents chez ces deux dernières espèces. Parmi les formes fossiles et actuelles consultées, seul V. griseus possède le plus grand nombre de ressemblances avec le fossile. D'autre part, l'allongement de la vertèbre, tout comme son plus faible étranglement interzygapophysaire et sa constriction précondylaire moins marquée, différencient cette vertèbre de l'autre fossile connu du Pliocène espagnol (Pliocène moyen (MN 15) de Layna) attribué à Varanus sp. et considéré comme proche de V. marathonensis par Sanz (1977).

Deux formes différentes de Varanus semblent donc être présentes dans le Pliocène espagnol: celle du Pliocène de Layna, dont la morphologie s'approche du stock V. marathonensis, et celle de Moreda, avec un mélange de caractères primitifs et évolués, proche de l'actuel V. griseus. Deux hypothèses peuvent être données pour établir l'origine du fossile de Moreda: (1) ce fossile dérive de la forme ibérique Iberovaranus (le plus fort aplatissement du condyle et la morphologie de la constriction précondylaire vont à l'encontre de cette hypothèse), ou bien (2) il dérive du stock, via l'Afrique, à partir duquel provient aussi l'actuel V. griseus. La morphologie générale de la vertèbre, tout comme l'existence d'échanges fauniques terrestres entre la péninsule ibérique et l'Afrique du Nord pendant le Mio-Pliocène (Brandy et Jeager, 1980; Azzaroli, 1981; Thomas et al., 1982; Busack, 1986), donnent plus de sens à cette hypothèse, laquelle n'empêche guère l'origine asiatique du genre Varanus supposée par Hoffstetter (1943 et 1969). Des nouvelles découvertes dans des gisements du même âge dans le sud de la péninsule ibérique et de l'Afrique du Nord (le seul Varanidé africain a été signalé dans le Miocène inférieur du Kenya, Hoffstetter, 1969), pourront, peut être, nous éclairer sur l'origine immédiat de ce fossile.

Pour les fossiles de Sète et de Salaruc II, dont l'attribution générique à Varanus, bien que très probable, reste toujours quelque peu

douteuse, la morphologie générale du dentaire, tout comme celle de la vertèbre caudale, rapprochent plus le fossile de V. marathonensis que d'aucune autre espèce fossile ou actuelle consultée. Il diffère de V. griseus (l'espèce la plus proche du fossile de Moreda, dont aucune comparaison avec celui de Balaruc ne peut être réalisée puisque aucun élément commun aux deux gisements n'est présent) par l'orientation de la neurépine de la vertèbre caudale, verticale dans le fossile et inclinée postérieurement chez l'espèce actuelle.

Ordre Serpentes Linné, 1758

Sous-ordre Scolecophidia Duméril et Bibron, 1844.

Introduction.-

Les Scolécophidiens constituent un groupe de serpents largement distribué dans la plupart des régions tropicales et subtropicales du monde entier. Il s'agit de serpents de petite taille dont le corps, d'aspect vermiforme et grêle, ne dépasse pas 75cm de longueur. La tête est très petite et peu distincte d'une extrémité caudale très courte. Ces sont des animaux essentiellement fouisseurs qui mènent une vie souterraine dans les terreaux, dans les sols sableux meubles et, parfois, dans les troncs pourris dans les forêts. Ils se nourrissent de petits insectes, d'arthropodes et de vers; ils sont généralement ovipares et moins souvent ovovivipares.

Le sous-ordre se caractérise principalement par les caractères suivants: crâne massif; septum médial du frontal absent; foramen optique dans le frontal; absence de foramen lacrimale dans le préfrontal; foramen du trijumeau simple et entouré par le prootique et le pariétal; supratemporal absent ou vestigial; palatins et ptérygoïdes dépourvus de dents; ectoptérygoïde pas toujours présent; coronéoïde développé et surmontant le préarticulaire et le surangulaire; ceinture pelvienne vestigiale et vertèbres déprimées et à morphologie simple (arc neural aplati, centrum étroit, synapophyses simples, neurépine absente, bord postérieur de l'arc neural dépourvu d'encoche médiane, hypapophyses présentes que sur les quatre ou cinq premières vertèbres, carène hemale non distincte sur les vertèbres dorsales, cotyle et condyle aplatis dorso-ventralement, foramens paracotyliens absents, foramens latéraux visibles ou non, foramens subcentraux présents et parfois très larges, processus prézygapophysaires

présents, vertèbres caudales dépourvues d'hémapophyses et, le plus souvent, aussi de zygosphène) (Rage, 1984a; McDowell, 1987).

Classiquement le sous-ordre est divisé en deux familles: les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae (Hoffstetter, 1968; Rage, 1984a et 1987). D'autres auteurs (McDowell, 1987 et Caddle, 1987, entre autres), reconnaissent une autre famille, les Anomalopididae, auparavant considérée comme une sous-famille des Typhlopidae.

Le plus ancien représentant des Scolécophidiens apparaît à la base de l'Eocène inférieur de Dormaal, Belgique (Godinot et al., 1978; Rage, 1984a et 1987). Puis, le groupe est présent dans l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy, en France (Scolécophidiens indéterminés; Rage, 1974b et 1978), le Miocène inférieur de Dolnice, Tchécoslovaquie (Scolécophidien indéterminé; Szyndlar, 1987a) et de Corcoles en Espagne (Typhlops sp.; Alférez Delgado et Brea Lopez, 1981; l'attribution de ce fossile à Typhlops se base sur le fait que Typhlops, est le seul genre actuellement présent en Europe, pourtant cette attribution, même au niveau familial reste incertaine), le Miocène moyen de La-Grive-Saint-Alban, France (Typhlops grivensis; Hoffstetter, 1946, et dont l'attribution générique et même familiale est remise en question par Rage, 1984a) et dans le Miocène supérieur de Gritsev et de Cherevichnoie, deux gisements ukrainiens, U.R.S.S. (Scolécophidien indéterminé; Szyndlar, sous-presse) et d'Algora en Espagne (Szyndlar, 1985). Pendant le Pliocène, les Scolécophidiens n'étaient signalés jusqu'à présent, qu'en dehors de l'Europe de l'Ouest: Pliocène inférieur de Maritsa et Pliocène supérieur de Tourkobounia 1, tous les deux en Grèce (Szyndlar, sous-presse). Au Pléistocène, la distribution de ces serpents en Europe, semble correspondre à celle que présente actuellement le groupe: Pléistocène moyen de Tourkobounia 2 et 3 en Grèce (Szyndlar, sous-presse).

En Afrique, un Scolécophidien non déterminé est signalé dans le Miocène moyen de Beni Mellal, Maroc (Rage, 1976), tandis qu'en Asie, un autre Scolécophidien est connu dans le Pliocène supérieur de Galtan en Turquie (Rage et Sen, 1976).

Comme c'est le cas pour tous les Scolécophidiens fossiles, les formes signalées dans les gisements de Gritsev, Cherevichnoie, Maritsa et Tourkobounia, ne sont connus que par des vertèbres. La morphologie de ces dernières, ne diffère pas de celle que présente l'actuel T. vermicularis (Szyndlar, sous-presse), qui est le seul Scolécophidien présent actuellement en Europe: dans le sud de la Yougoslavie, Albanie, Bulgarie, Grèce, Cyclades et Rhodes, en U.R.S.S. au sud des Républiques transcaucasiennes et à l'ouest de la mer Caspienne. L'espèce est aussi connue en Afrique du nord-est, en Asie mineure et jusqu'en Asie Centrale (Arnold et Burton, 1978; Matz et Weber, 1983).

Scolécophidien indéterminé

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: trois vertèbres dorsales, dont deux antérieures et une moyenne ou postérieure (USTL).
- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: cinq vertèbres dorsales, dont deux antérieures (USTL).

Description et discussion (Fig. 54).-

La morphologie générales des vertèbres est identique dans ces deux gisements; dans ce travail, une description commune est donc présentée.

Ces sont des vertèbres de très petite taille, dont la longueur varie entre 0,7mm pour la vertèbre la plus petite et 1,7mm pour la plus grande.

Les vertèbres montrent la morphologie typique des Scolécophidiens, c'est à dire: arc neural plat et dépourvu de neurépine; encoche postero-médiane de l'arc neural faiblement marquée ou absente; synapophyses simples et non dédoublées en dia- et parapophyses; centrum étroit et dépourvu de carène hémale; condyle et cotyle ovales; absence des foramens paracotyliens (Rage, 1984a).

Le zygosphène montre, en vue dorsale, un bord antérieur trilobé, avec deux lobes latéraux bien développés et un lobe central large et peu distinct. Les surfaces articulaires des pré- et des postzygapophyses sont ovales et orientées dans le sens antéro-postérieur, les processus prézygapophysaires sont longs, coniques et dirigés latéralement sur les vertèbres les plus antérieures ou antéro-latéralement sur les vertèbres moyennes et postérieures et les foramens subcentraux sont petits (seule une vertèbre antérieure montre un foramen subcentral, le gauche, fortement développé). Deux profonds sillons séparent, en vue ventrale, les bords latéraux du cotyle de la synapophyse correspondante. Les parois latérales de l'arc neural sont convexes et percées par un foramen latéral réduit. Une petite épine épizygapophysaire est visible.

Malgré la grande homogénéité que présentent les Scolécophidiens dans la morphologie, très simple, de leurs vertèbres, le fossile de Sète et des îles Medas diffère de Typhlops grivensis et des Scolécophidiens de Dolnice et d'Algora, par la morphologie du bord antérieur du zygosphène. Chez T. grivensis et le Scolécophidien de Dolnice, le zygosphène, bien que trilobé, montre deux lobes latéraux plus larges et un lobe central petit et mieux individualisé (T. grivensis, Rage, 1984a, p. 8, fig. 4; Scolécophidien indéterminé, Szyndlar, 1987a, p. 56, fig. 1), tandis que le Scolécophidien d'Algora montre, en vue dorsale, un bord antérieur du zygosphène muni d'une encoche médiane (Szyndlar, 1985, p. 448, fig. 1,6a). Dans ce caractère, le fossile de Sète et des îles Medas se rapproche de l'actuel T. vermicularis.

D'autre part, des processus prézygapophysaires bien développés sont présents chez les Typhlopidae (sens classique, c'est-à-dire Anomalopidae inclus) et chez les Leptotyphlopidae de grande taille (Rage, 1976). La très petite taille des vertèbres fossiles, permet de rapprocher ce matériel des Typhlopidae; néanmoins, cet unique caractère n'autorise pas une différenciation précise au niveau familial.

Signalons, enfin, que ces vertèbres diffèrent de celles des Amphisbaeniens de morphologie vertébrale très semblable et aussi présents dans ces deux gisements, par la présence d'une structure articulaire du type zygosphène-zygantrum bien développée, d'un centrum à surface ventrale plus ou moins convexe en coupe transversale et à marges latérales (=margos inferiores) diffuses, l'absence de neurépine, la présence d'un sillon ventral entre le bord latéral du cotyle et la synapophyse, les parois latérales de l'arc neural convexes et la présence de processus prézygapophysaires longs. Chez les Amphisbaeniens, le zygosphène est absent, le centrum montre une surface ventrale plate et les marges latérales sont bien définies, la neurépine, bien que réduite, constitue un petit mucron postérieur, il n'y a pas de sillon développé entre le cotyle et les synapophyses, les parois latérales de l'arc neural sont plates et le plus souvent concaves et les processus prézygapophysaires, bien que présents, sont très réduits.

Conclusions.-

Les Scolécophidiens étaient connus, jusqu'à présent, en Europe occidentale de l'Eocène inférieur au Miocène supérieur et on les considérait disparus de cette région depuis la fin du Miocène. La présence de vertèbres dont la morphologie générale correspond bien à celle d'un Scolécophidien, montre que ces petits serpents ont survécu, au moins dans le sud-est de la France et le nord-est de l'Espagne, jusqu'au Pliocène

supérieur. Il s'agit donc, des premières mentions de ce groupe de serpents dans le Pliocène de l'Europe occidentale. Comme cela est le cas pour un grand nombre de reptiles (Baillon, ce travail), ces serpents, n'ont pas survécu aux conditions climatiques imposées pendant le Pléistocène dans la région considérée alors qu'ils ont subsisté dans le Sud-est de l'Europe. D'autre part, l'absence de Scolécophidiens dans les gisements du Pliocène d'Europe centrale, suggère une différence climatique pour la période considérée entre l'Europe centrale et l'Europe occidentale.

Le seul Scolécophidien connu actuellement en Europe, T. vermicularis, vit dans les endroits secs, à végétation clairsemée ou xérophile parmi les pierres et les éboulis.

Sous-Ordre Alethinophidia Nopcsa, 1923

Super-Famille Aniloidea Fitzinger, 1826

Famille Aniliidae Fitzinger, 1926.

Les Aniliidés constituent un groupe très primitif de serpents représenté actuellement par trois genres: Anilius (Amérique du sud tropicale), Cylindrophis (sud de l'Asie, du Sri Lanka aux îles Aru) et Anomochilus (Malaisie, îles de la Sonde).

Il s'agit de serpents de petite taille (généralement le corps ne dépasse pas 1m de longueur totale), dont le corps cylindrique, est prolongé par une petite tête peu distincte du tronc et une queue courte. Ils sont ovovivipares et se rencontrent sur les sols meubles des forêts tropicales (ils sont plus ou moins fouisseurs).

Ce groupe, dont les caractères sont assez homogènes, est sans doute paraphylétique ce qui peut justifier un découpage systématique en deux groupes (Aniliidae et Uropeltidae, sensu Mc Dowell, 1987). Toutefois, pour des raisons pratiques (ostéologiques) et la paraphylie ne supprimant pas la valeur d'indicateur paléogéographique du groupe, la conception classique (Aniliidae au sens large) est conservée ici.

Les Aniliidae s.l. se caractérisent, entre autres, par les caractères suivants: (1) présence d'un supratemporal court et incorporé à la boîte crânienne; (2) foramen optique entre le frontal et le pariétal; (3) condyle occipital muni de "fovea dentis"; (4) processus odontoïde de l'axis présent; (5) vertèbre déprimée avec un arc neural aplati et une neurepine réduite; (6) vertèbre caudale dépourvue d'hémapophyses et (7) ceinture pelvienne vestigiale (Rage, 1984).

La famille comprend quatre genres fossiles: Eoanilius (Eocène supérieur français et anglais; Rage, 1974; Milner et al., 1982),

Colombophis (Miocène moyen de Colombie; Hoffstetter et Rage, 1977),
Michauxophis (Pliocène supérieur de France; Bailon, 1988 et 1989) et
Coniophis (Crétacé supérieur à Eocène; Amérique du Sud et du Nord, Europe
 et Afrique; Rage, 1987; Gheerbrant, 1987) considéré comme un genre
 probablement paraphylétique (l'inclusion de ce dernier genre aux Aniliidés
 pouvant ainsi, sur le plan purement systématique, se discuter (Rage, 1984),
 tandis que Mc Dowell (1987) considère qu'il s'agit d'un représentant des
 Dinilysiidés).

Genre Michauxophis Bailon, 1988.

Michauxophis occitanus Bailon, 1988.

- 1988, Michauxophis occitanus, Bailon, p. 1255-1258.
- 1989, Michauxophis occitanus, Bailon, p. 16-19, fig. 4.

Matériel et localité.-

- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: seul
 l'holotype, une vertèbre dorsale (USTL BACII 911), est connue.

Description.-

La vertèbre (Fig. 55) est de petite taille (longueur du centrum = 1,83mm), avec un arc neural modérément aplati et muni d'un bord postérieur dépourvu d'échancrure médiane. La neurépine est réduite à un petit mucron postérieur prolongé vers l'avant par une faible carène qui atteint la base du zygosphène. En vue dorsale, l'étranglement interzygapophysaire est bien marqué et court à cause du fort développement des postzygapophyses; les prézygapophyses, pourvues d'un très petit processus prézygapophysaire, possèdent une surface articulaire ovale et bien développée. Le zygosphène,

large, a un bord antérieur muni de deux lobes latéraux et d'une portion centrale cassée, qui semble être plus ou moins droite.

En vue ventrale, le centrum est étroit, avec une surface ventrale convexe en coupe transversale. La carène hémale, longue et haute, atteint le bord du cotyle où elle constitue un petit relief; postérieurement, elle est légèrement spatulée. Les sillons subcentraux manquent. Les postzygapophyses, grandes, possèdent une surface articulaire ovale. Deux foramens subcentraux sont présents.

En vue latérale, une crête interzygapophysaire s'étend entre les pré- et les postzygapophyses. Les foramens latéraux se situent juste sous cette crête et occupent une position assez avancée dans la moitié antérieure de la vertèbre. Les diapophyses sont globuleuses, circulaires et bien différenciées des parapophyses qui sont plus ou moins planes. Les bords latéraux sont très courts et incurvés vers le haut. La carène hémale possède une limite ventrale sigmoïde.

En vue antérieure, le zygosphène est plus large que le cotyle circulaire et petit. Une forte dépression, de chaque côté du cotyle, occupe la place des foramens paracotyliens qui sont absents. Les prezygapophyses s'inclinent légèrement vers le haut.

En vue postérieure, l'arc neural n'est que modérément aplati et le condyle est circulaire et petit.

Discussion.-

Malgré l'absence d'une encoche médiane dans l'arc neural et la présence d'une neurépine réduite qui évoquent les Scolecophidiens, l'ensemble de caractères est typique des Aléthynophidiens (en particulier: orientation de l'axe des zygapophyses s'écartant de l'axe vertébral, présence d'un condyle et d'un cotyle circulaire).

L'attribution aux Aniliidés repose sur l'association d'un ensemble de caractères primitifs (synapophyses massives et non subdivisées nettement par un étranglement, processus prézygapophysaire réduits, absence d'encoche postérieure et de forams paracotyliens, etc...), associées à un arc neural aplati et un centrum relativement long et étroit.

Parmi les genres actuels, seul Anilius et Cylindrophis ont été comparés au fossile; Anomochilus est extrêmement rare et sa morphologie vertébrale reste inconnue. C'est Cylindrophis qui présente le plus de ressemblances avec Michauxophis (neurepine réduite, synapophyses différenciées en dia- et parapophyses); cependant, Cylindrophis possède des zygapophyses plus inclinées vers le haut et son arc neural, plus aplati dorso-ventralement, possède une échancrure postérieure modérément développée. Le genre Anilius possède une neurepine longue et basse, ses synapophyses sont massives, l'encoche postérieure de l'arc neural est nette et les zygapophyses sont plus inclinées vers le haut que chez Michauxophis.

Parmi les formes fossiles connues, Michauxophis diffère du genre Coniophis s.l. par la présence de synapophyses non différenciées en dia- et parapophyses chez ce dernier (Hecht, 1959; Rage, 1984). Euanius tout comme Colombophis a une encoche postérieure bien marquée et leurs synapophyses sont massives.

Conclusions.-

Jusqu'à présent, deux Aniliidés fossiles étaient connus en Europe (avant l'Oligocène seulement), Euanius europae (Rage, 1974; Milner et al., 1982) et Coniophis sp. (Rage, 1987). Les riches gisements de l'Oligocène et du Miocène européens ont livré de nombreux serpents mais aucun Aniliidé. Michauxophis se trouvait en Europe au Pliocène supérieur, il y a environ trois millions d'années seulement. Il existe donc une période de quelque 30 millions d'années pendant laquelle aucun Aniliidé

n'est connu en Europe. Ainsi, Michauxophis ne devrait pas être une relique de la faune européenne anté-oligocène, mais sa présence correspond plus probablement à une réinvasion tardive (peut-être antérieure au Pliocène supérieur) d'un stock d'origine asiatique à partir duquel sont aussi dérivés les genres actuels Cylindrophis et Anomochilus.

Certains caractères de la vertèbre (neurepine réduite, présence de processus prézygapophysaires peu développés, arc neural bas), montrent que ce serpent était, très probablement, de mœurs plus ou moins fouisseurs comme Anilius et Cylindrophys.

Super-Famille Booidea Gray, 1825

Famille Boidae Gray, 1825

Sous-famille Erycinae Bonaparte, 1831

Introduction.-

Les Erycinés sont de petits serpents (ils dépassent rarement un mètre de long) représentés actuellement par quatre genres distribués dans deux aires disjointes: Eryx et Gongylophis qui habitent l'Ancien Monde, dans une zone qui s'étend de l'Afrique occidentale à l'Asie (Inde, Chine occidentale et Sri Lanka) en passant par l'Europe sud-orientale; et Charina et Lichanura que l'on trouve dans l'ouest de l'Amérique du Nord.

Il s'agit généralement d'animaux fouisseurs, avec une queue émoussée et courte, ainsi qu'une tête plus ou moins pointue, peu distincte du corps et portant des yeux de très petite taille. On les trouve surtout dans des habitats secs, très souvent désertiques, dans les endroits couverts d'une bonne couche de sol léger ou de sable. Ils se nourrissent de petits vertébrés, lézards ou rongeurs, tués par constriction. Comme la plupart des Boïdés, ils sont ovovivipares.

La sous-famille se différencie du reste des Boïdés par les caractères suivants: haute spécialisation du prémaxillaire et de l'articulation prémaxillo-nasale; effacement de la crête sagittale (=crête ptérygoïde) du basisphénoïde; carré long, à torsion accusée et dont le disque suprastapédial occupe une position élevée; préfrontaux largement séparés entre eux; naseaux élargis postérieurement; hémipenis unilobés* ou faiblement bilobés; absence de fossettes labiales; vertèbres dorsales avec un arc neural surbaissé; processus prézygapophysaires réduits; neurépine relativement basse, parfois réduite à un saillant postérieur; vertèbres caudales (au moins les plus postérieures) avec des complications

morphologiques, de nombreuses expansions osseuses, une neurépine renflée dorsalement et une articulation de type zygosphène-zygantrum réduite ou absente (Hoffstetter et Rage, 1972; Rage 1984a; McDowell, 1987).

Le plus ancien Erycine fossile (Helagras prisciformis) apparaît dans le Paléocène inférieur du Nouveau Mexique (Hoffstetter et Rage, 1972; Rage, 1977b, 1984a, 1987). Pendant l'Eocène, la sous-famille montre une grande diversité dans l'unité géographique Europe-Amérique du Nord, avec l'ensemble probablement congénérique Calamagras - Ogmophis (Rage, 1984a) ainsi que Lithophis et Huberophis (Holman, 1979) en Amérique du Nord. En Europe, les Erycines sont représentés pendant cette période par Calamagras de l'Eocène inférieur de France (C. gallicus; Rage, 1977b) et de l'Eocène supérieur des Iles Britanniques (Calamagras sp.; Milner et al., 1982 et cf. Calamagras; Rage et Ford, 1980), Cadurceryx (C. filholi) de l'Eocène moyen et supérieur français (Hoffstetter et Rage, 1972; Rage, 1984a, 1987), cf. Cadurceryx de l'Eocène supérieur d'Angleterre (Milner, 1986) et probablement par un représentant du genre Bransateryx aussi dans l'Eocène supérieur d'Angleterre (cf. Bransateryx; Milner, 1986).

Pendant l'Oligocène, des représentants des genres Calamagras et Ogmophis (Holman, 1979), le primitif Geringophis (Holman, 1982) et probablement un représentant tardif d'Helagras (Holman, 1983) se trouvent en Amérique du Nord, tandis qu'en Europe, seul le genre Bransateryx, avec l'espèce B. vireti de l'Oligocène moyen et supérieur de France (Hoffstetter et Rage, 1972) est présent. En Asie, un Erycine encore non décrit, a été signalé par Ckhikvadze et al. (1983) durant cette période de temps.

Le Miocène américain a fourni, entre autres, un représentant du genre actuel Charina (Ch. prebottae; Holman, 1979) et Ogmophis pliocompactus (Holman, 1979). En Europe, Bransateryx septentrionalis et très probablement un représentant du genre actuel Gongylophis (cf. Gongylophis), sont présents dans le Miocène inférieur de Tchécoslovaquie (Szyndlar, 1987a),

tandis qu'un Eryciné non déterminé et probablement correspondant au groupe Eryx (Szyndlar, 1987a) est mentionné dans le Miocène inférieur (MN4) d'Espagne (Alferez Delgado et Brea Lopez, 1981); Albaneryx depereti plus ou moins apparenté avec le genre américain Lichanura (Rage, 1984a) se trouve dans le Miocène moyen de France (Hoffstetter et Rage, 1972) alors qu'une deuxième espèce, A. volynicus, a été signalée dans le Miocène supérieur d'Ukraine (Zerova, 1989). Bransateryx sp. dans le Miocène supérieur (MN9) d'Ukraine en U.R.S.S (Szyndlar et Zerova, sous presse). Ogmophis europaeus, signalé dans le Miocène moyen de Pologne (Szyndlar, 1984), serait en fait un Colubridé (Szyndlar, sous-presse). Un Eryciné non déterminé est mentionné dans le Miocène supérieur de France (Demarcq et al., 1983). En Afrique, un fossile attribué à Eryx ou Gongylophis est présent dans le Miocène moyen du Maroc (Rage, 1976), tandis qu'en Asie, un Eryciné appartenant probablement au groupe Eryx est signalé dans le Miocène inférieur d'Al-Sarrar dans la Péninsule arabique (Rage in Thomas et al., 1981).

Pendant le Pliocène en Europe, tous les fossiles attribués à cette sous-famille correspondent à des Erycinés actuels: cf. Eryx du Pliocène inférieur et moyen de Grèce (Szyndlar, sous-presse); Erycinae de type moderne dans le Pliocène de Sardaigne, Italie (Pecorini et al., 1974), dont la morphologie des vertèbres correspond à celle d'Eryx (Bailon, obs. pers.); cf. Eryx du Pliocène moyen de Sète et supérieur de Balaruc II en France (Hoffstetter et Rage, 1972); Erycinae indéterminé, avec deux types morphologiques (A et B) du Pliocène supérieur de Balaruc II, France (Bailon, 1989) et Erycinae indéterminé dans le Pliocène (MN 15 et MN 16) d'Ukraine en U.R.S.S. (Szyndlar, sous-presse). En Asie, un Eryciné plus proche d'Eryx que de Gongylophis est signalé dans le Pliocène supérieur de Calta, Turquie (Rage et Sen, 1976). Enfin, Eryx turcicus est présent dans le Pléistocène moyen de Chios, Grèce (Schneider, 1975).

Genre Eryx Daudin, 1803

Eryx sp.

1989 Erycinae type A: Bailon, p. 21-23, figs. 5a-d.

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: une vertèbre cervicale et une vertèbre dorsale.

- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: sept vertèbres dorsales dont une postérieure (USTL) et signalées comme Erycinae type A par Bailon (1989) et une vertèbre dorsale et trois vertèbres caudales (Coll. Sabatier).

Description.-

A) - Vertèbres dorsales (Fig. 56: A, B, C, D).-

Il s'agit de vertèbres de petite taille dont la longueur maximale du centrum ne dépasse pas 5mm.

En vue dorsale, les vertèbres sont plus larges que longues et montrent un étranglement interzygapophysaire bien marqué. La neurépine, relativement robuste, est basse et longue. Antérieurement, elle atteint la base du zygosphène. Cette dernière structure est large et possède un bord antérieur droit ou légèrement concave et limité de chaque côté par un petit lobe latéral. La surface articulaire des prézygapophysies est bien développée, ovale et orientée vers l'avant. Les processus prézygapophysaires, bien que présents, sont très courts et en pointe émoussée. Postérieurement, et toujours en vue dorsale, l'arc neural est légèrement gonflé de chaque côté

de la neurépine. L'échancrure postero-médiane de l'arc neural est modérément marquée.

En vue ventrale, le centrum, élargi antérieurement, est court et convexe en coupe transversale; il possède, de chaque côté, une "margo inferior" diffuse. La carène hémale est large, écrasée sur le centrum, avec des marges latérales peu visibles. Les sillons subcentraux sont présents dans la moitié antérieure du centrum, ils sont étroits, peu profonds et prolongés antérieurement entre la parapophyse correspondante et le bord ventro-latéral du cotyle. Un petit foramen subcentral est visible de chaque côté de la carène hémale.

En vue antérieure, le zygosphène est plus large que le cotyle et montre une portion articulaire robuste et un bord supérieur droit et mince. Le cotyle est aplati dorso-ventralement. Les foramens paracotyliens sont absents, à leur place, une dépression modérément profonde, se situe de chaque côté du cotyle. Les prézygapophyses s'inclinent vers le haut et le canal neural est large et trapézoïdal.

En vue postérieure, l'arc neural est surbaissé. Le zyganthrum est profond; le condyle est aplati dorso-ventralement et le canal neural, toujours trapézoïdal, est plus large qu'en vue antérieure.

En vue latérale, le vertèbre est relativement courte. La "margo lateralis" est bien développée et constitue une crête reliant les zygapophyses. Les foramens latéraux occupent une position centrale et se logent, de chaque côté, dans une dépression large et profonde. Les diapophyses sont globuleuses et plus développées que les parapophyses.

La vertèbre dorsale postérieure diffère du reste des vertèbres dorsales par la présence d'une carène hémale plus étroite et développée. La neurépine est plus robuste et les diapophyses constituent la plus grande partie de l'articulation costale, les parapophyses étant réduites. Le cotyle et le condyle sont légèrement aplatis latéralement.

B) - Vertèbres caudales (Fig. 57: A,B,C).-

Ces vertèbres se caractérisent par la présence des expansions osseuses secondaires avec un degré de complication croissant vers les vertèbres postérieures. La morphologie de chacune des vertèbres attribuées à ce genre correspond à celle d'une vertèbre caudale antérieure, une vertèbre caudale moyenne et une autre postérieure. Je décris ici, d'une façon détaillée, la vertèbre caudale la plus postérieure, ce type de vertèbres présentant une valeur systématique plus importante (Szyndlar, 1987a).

Cette vertèbre, assez complexe, est courte et haute, avec de nombreuses expansions osseuses; ses pré- et postzygapophyses sont difficilement définissables. La neurépine est haute, robuste et bifurquée dorsalement. En vue latérale, et sur chacune de ses branches latérales, la neurépine montre une petite pointe osseuse antérieure qui dépasse la limite antérieure de cette neurépine.

Les ptérapophyses, qui surmontent les postzygapophyses, sont bien développées et individualisées, constituant un petit lobe postérieur, et une longue pointe robuste et émoussée laquelle atteint la limite la plus antérieure de la vertèbre. Les postzygapophyses montrent un développement asymétrique, la gauche étant plus courte. Elles constituent deux lames horizontales fortement inclinées vers le haut en vue postérieure. Les surfaces articulaires de ces postzygapophyses semblent être absentes.

Les prézygapophyses montrent un développement semblable à celui des postzygapophyses; elles constituent, de chaque côté, deux lames osseuses plus ou moins parallèles à ces dernières. Seule la prézygapophyse gauche est complète montrant une surface articulaire bien développée. Du côté gauche, la pré- et la postzygapophyse sont reliées par une expansion osseuse plus ou moins pédonculaire. Cette expansion, ne semble pas être présente du côté droit.

En vue latérale, les prézygapophyses sont prolongées postérieurement par une lame qui constitue une pointe postérieure atteignant la limite distale du condyle. En vue antérieure, les prézygapophyses s'inclinent vers le haut et un foramen est visible à la base de chacune de ces structures.

Bien que partiellement cassée, seule la pleurapophyse droite est présente, la gauche semble avoir disparu l'animal étant encore vivant. En vue antérieure, la pleurapophyse se dirige latéro-ventralement. En vue latérale, seule la moitié postérieure est conservée, constituant à ce niveau un petit lobe sous lequel se place la lame principale de cette pleurapophyse. Sur une vertèbre légèrement plus antérieure, les pleurapophyses présentent, en vue latérale, une forme plus ou moins rhomboïdale.

Seule l'hémapophyse droite est conservée. En vue ventrale, elle occupe presque toute la longueur du centrum; étant limitée antérieurement par deux petits processus subcotylaires.

Le zygosphène est ébauché et le zygantrum absent. Le canal neural a un aspect plus ou moins circulaire et le condyle et le cotyle, assez petits, sont faiblement aplatis latéralement.

Les autres vertèbres caudales sont des vertèbres plus antérieures et présentent un moindre développement des différentes expansions osseuses. Elles sont moins hautes et plus longues, la neurépine est modérément haute, robuste et bifurquée dorsalement ou simplement élargie dorsalement (cas de la vertèbre la plus antérieure); cette neurépine occupe entre la moitié ou les deux tiers postérieurs de la vertèbre. Un foramen subzygapophysaire est toujours présent. Les processus subcotylaires manquent.

La vertèbre caudale la plus antérieure se caractérise par la présence de très petits foramens paracotyliens. Ce même type de foramens a été observé au moins dans une vertèbre caudale, antérieure elle aussi, d'un Eryx actuel.

Discussion.-

Des vertèbres dorsales de petite taille, plus larges que longues, munies d'un arc neural surbaissé et d'une carène hémale généralement écrasée, large et parfois effacée, ainsi que des vertèbres caudales présentant des expansions osseuses supplémentaires caractérisent aisément les Erycinés (Hoffstetter et Rage, 1972; Rage, 1984a; MacDowell, 1987).

Parmi les Erycinés fossiles européens, Calamagras, dont C. gallicus (Rage, 1977b), et Cadurceryx (Hoffstetter et Rage, 1972) ont, entre autres caractères, des vertèbres dorsales relativement plus allongées, un arc neural moins surbaissé et une carène hémale plus étroite et plus ou moins tranchante. En plus, chez Cadurceryx, la neurépine, bien que basse, a un sommet épaissi (Hoffstetter et Rage, 1972). D'autre part dans ces deux genres ou comme chez Albaneryx, les vertèbres caudales montrent une plus grande simplicité, avec des expansions osseuses moins nombreuses (Hoffstetter et Rage, 1972). Bransateryx vireti (Hoffstetter et Rage, 1972) possède des vertèbres dorsales modérément plus allongées et avec une neurépine plus courte, tandis que chez B. septentrionalis (Szyndlar, 1987a) la neurépine montre un épaississement dorsal. Les vertèbres caudales de Bransateryx ont un degré de complexité semblable à nos fossiles, néanmoins, ce dernier genre montre des neurépines plus robustes et plus hautes et avec un sommet plus épaissi, cas de B. vireti (Hoffstetter et Rage, 1972) et épaissi et circulaire chez B. septentrionalis (Szyndlar, 1987a). Chez Albaneryx, les vertèbres dorsales ont des neurépines plus robustes et bifides antérieurement et les vertèbres caudales sont plus simples (Hoffstetter et Rage, 1972).

C'est avec les représentants actuels de la sous-famille dans l'Ancien Monde, et plus précisément avec le genre Eryx (E. colubrinus et E. muelleri exclus et considérés comme appartenant au genre Gongylophis; Tokar, 1989),

qu'apparaissent les plus grandes similitudes: vertèbres dorsales avec une neurépine longue et basse, carène hémale large et écrasée ventralement, arc neural surbaissé et vertèbres caudales avec des expansions osseuses complexes et une neurépine robuste et bifurquée dorsalement. Chez Gongylophis par contre, les vertèbres dorsales présentent une neurépine plus haute et une carène hémale plus étroite et proéminente (Szyndlar, 1987a). Les vertèbres caudales, au moins celles de G. conicus et G. colubrinus (ce dernier encore très récemment inclus à Eryx), bien qu'elles présentent un degré de complexité semblable, ont des neurépines plus minces et non bifurquées dorsalement et des expansions osseuses constituant des lames plus minces et plus tranchantes.

Le genre Eryx comprend actuellement huit espèces réparties en deux sous-genres (Eryx et Pseudogongylophis) par Tokar (1989) et distribuées dans l'Afrique du Nord et du Nord-Est, l'Asie de l'Ouest et du Sud et l'Europe du Sud-Est. En Europe, seules deux espèces sont présentes: E. jaculus (en Yougoslavie, Albanie, Grèce, Roumanie, Corfou, Cyclades, Caucase et dans l'Ouest de l'Asie Mineure; Matz et Weber, 1983) et E. miliaris que l'on trouve le long de la côte de la mer Caspienne et dans le sud de l'U.R.S.S. jusqu'en Afghanistan (Matz et Weber, 1983). Tous les deux habitent dans des régions sèches, semi-désertiques ou même désertiques et sont toujours liées à des biotopes sableux.

L'absence de pièces crâniennes, de valeur systématique beaucoup plus importante que celle des vertèbres, de même que l'absence d'un matériel de comparaison comprenant toutes les espèces du genre Eryx, ne permettent pas une attribution spécifique. Néanmoins, l'attribution de ces fossiles à Eryx peut être établie avec une certaine certitude.

cf. Eryx

Matériel et localité.-

- Moreda, Pliocène moyen/supérieur (MN 15-MN16), Grenade, Espagne: une vertèbre caudale et quatre fragments d'une même vertèbre caudale (USTL).

Description.-

Il s'agit d'une vertèbre modérément roulée (Fig. 58), de petite taille, nettement plus haute que longue et à morphologie complexe (hauteur maximale= 3mm; largeur maximale= 2,7mm et longueur maximale= 1,4mm).

La neurépine est robuste (la largeur de sa base dépasse légèrement la largeur du canal neural), modérément haute et dorsalement bifurquée .

En vue latérale, les ptérapophyses sont fusionnées dans toute sa longueur aux postzygapophyses. Elles sont réduites à un tubercule antérieur en pointe émoussée et faiblement individualisée des postzygapophyses constituant un ensemble ptéro-postzygapophysaire robuste. La surface articulaire des postzygapophyses est très réduite.

Les prézygapophyses constituent, de chaque côté, une lame horizontale bien individualisée et moins robuste que l'ensemble ptéro-postzygapophysaire. La surface articulaire de ces prézygapophyses est aussi très réduite.

Les pleurapophyses sont bifurquées en deux processus antérieures, dorsal et ventral, en pointe émoussée, modérément robustes et qui dépassent légèrement le niveau correspondant à la limite antérieure du cotyle. En vue antérieure, les pleurapophyses sont dirigées latéralement et présentent un processus dorsal plus ou moins sphérique et un processus ventral plus plat et élargi latéralement.

Les hémaphyses occupent la totalité de la longueur du centrum. En vue ventrale, elles sont faiblement divisées en deux processus. Un

processus antérieur plus petit et divergeant, et un processus postérieur, plus ou moins parallèle à l'axe vertébral et qui constitue la plus grande partie de l'hémapophyse. En vue antérieure, les hémapophyses sont dirigées ventralement.

Le cotyle et, surtout, le condyle sont petits et circulaires, ce dernier étant nettement moins large que le canal neural. Il n'y a pas d'articulation du type zygosphène-zygantrum.

Discussion.-

Le degré de complexité assez élevé de cette vertèbre caudale, montre qu'il s'agit sans doute d'un représentant de la sous-famille des Erycinae.

Les genres fossiles présents en Europe Calamagras, dont C. gallicus (Rage, 1977b), Cadurceryx (Hoffstetter et Rage, 1972) et Albaneryx (Hoffstetter et Rage, 1972), tout comme l'actuel Lichanura d'Amérique du Nord, ont des vertèbres caudales plus simples, avec des expansions osseuses moins nombreuses que le fossile de Moreda. Chez Gongylophis, la vertèbre caudale montre une neurépine plus mince et plus tranchante que dans notre fossile.

C'est avec le genre fossile Bransaterix tout comme avec les genres actuels Eryx et Charina que la morphologie vertébrale ressemble le plus. Néanmoins, Bransaterix et Charina ont des neurépines nettement plus hautes et complexes. Au moins pour ce caractère, le fossile de Moreda se rapproche plus d'Eryx que d'aucun autre Eryciné connu. L'absence d'un matériel plus abondant, tout comme d'un matériel de comparaison comprenant toutes les espèces attribuées à Eryx, ne permet pas d'établir d'une façon précise les affinités du fossile avec le genre Eryx. J'attribue pourtant ce matériel à cf. Eryx.

Néanmoins, nous pouvons constater que le fossile de Moreda diffère des vertèbres caudales provenant du gisement de Balaruc II attribuées à Eryx et

de l'actuel E. jaculus, parce qu'il présente une neurepine plus robuste et moins haute, par la fusion des pterapophyses aux postzygapophyses, de même par l'absence d'un pont osseux reliant la postzygapophyse à la prézygapophyse et la morphologie générale des pleurapophyses et des hémapophyses.

Genre Gongylophis Wagler, 1930

cf. Gongylophis

1989, Erycinae type B: Bailon, p. 21-22, figs. 5e-f.

Matériel et localités.-

- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: douze vertèbres dorsales et une vertèbre caudale antérieure (USTL) et deux vertèbres caudales (UCBL). Les vertèbres dorsales ont été partiellement décrites et attribuées à un Eryciné indéterminé correspondant au type morphologique B (Bailon, 1989).

Description et discussion.-

Ces vertèbres (Fig. 36: E,F,G), bien que très roulées, présentent les caractères morphologiques typiques des Erycinés, c'est-à-dire: vertèbres dorsales petites, plus larges que longues à arc neural surbaissé et vertèbres caudales munies d'expansions osseuses plus ou moins complexes.

Néanmoins, ces vertèbres diffèrent de celles qui ont été attribuées à Eryx sp. par les caractères suivants. En vue dorsale, les ailes neurales postérieures sont larges, avec des limites postérieures plus convexes et une échancrure postéro-médiane plus profonde. L'étranglement interzygapophysaire est légèrement moins marqué que chez Eryx.

En vue ventrale, le centrum possède une carène hémale proéminente dans toute sa longueur, modérément large, à bord ventral non tranchant et limites latérales bien marquées.

En vue latérale, la neurépine est plus courte et plus haute que chez Eryx sp. et les limites postérieures de l'arc neural présentent un bombement au niveau du zygantrum.

En vue antérieure, le zygosphène montre un rebord supérieur convexe et robuste. En vue postérieure, l'arc neural est légèrement moins surbaissé et présente un faible bombement au-dessus du zygantrum.

Les vertèbres caudales présentent, approximativement, le même modèle morphologique que celles attribuées à Eryx; néanmoins, elles diffèrent par la morphologie de la neurépine, celle-ci est moins robuste, légèrement plus haute et non élargie ou bifurquée dorsalement. Une de ces vertèbres a été figurée par Bailon (1989) comme Erycinae indéterminé.

A la différence des vertèbres attribuées à Eryx, et bien que l'ensemble des caractères correspond bien aux Erycinés actuels, la présence d'une carène hémale proéminente, d'une neurépine modérément haute et d'une portion postérieure de l'arc neural modérément bombée sur le zygantrum, tout comme la présence de neurépines simples sur les vertèbres caudales, sont des caractères qu'on retrouve généralement chez G. conicus et E. colubrinus (Szyndlar, 1987a). Cette dernière espèce (E. colubrinus) avec E. muelleri ont été incluses dans le genre Gongylophys par Tokar (1989) en raison de leur anatomie crânienne. Il s'agit donc de caractères morphologiques vertébraux très probablement propres au genre Gongylophys. Néanmoins, une étude morphologique pour chaque genre et chaque espèce, non encore réalisée, s'impose. En attendant d'avoir des données morphologiques de toutes ces espèces, j'attribue ces fossiles à cf. Gongylophys.

Le genre Gongylophys, revalidé par Rage (1972b), comprend actuellement trois espèces groupées en deux sous-genres: le sous-genre Gongylophys avec

l'espèce G. conicus et le sous-genre Neogongylophis avec les espèces G. colubrinus et G. muelleri; ces deux dernières étaient jusqu'à présent incluses chez Eryx (Tokar, 1989). La distinction de ces deux sous-genres, tout comme celle des espèces, est basée sur des caractères ostéologiques au niveau des os crâniens. Auparavant, Page (1972b) avait déjà souligné la grande ressemblance existant entre E. colubrinus, E. muelleri et G. conicus.

Compte tenu de la redéfinition des genres réalisée par Tokar (1989), le genre Gongylophis est présent en Inde, Sri-Lanka et Afrique du Nord. En ce qui concerne les fossiles, le genre Gongylophis (cf. Gongylophis) semble être présent dans le Miocène inférieur de Tchécoslovaquie (Szyndlar, 1987a).

Conclusions

Au moins trois types morphologiques différents et correspondant à des Erycinés de type moderne, semblent être présents dans une partie des gisements du Pliocène étudiés dans ce travail.

Deux types dont la morphologie générale des vertèbres dorsales et/ou des vertèbres caudales correspond bien au type Eryx (vertèbres dorsales à neurépine longue et basse, carène hémale écrasée ventralement et avec des limites latérales diffuses et vertèbres caudales complexes et munies d'une neurépine robuste et dorsalement bifurquée): Eryx sp. représenté par des vertèbres dorsales et caudales dans le Pliocène moyen de Sète et supérieur de Balaruc II en France et cf. Eryx du Pliocène moyen/supérieur de Moreda, Espagne représenté par une seule vertèbre caudale. Il s'agit de deux formes différenciées l'une de l'autre par la morphologie des vertèbres caudales: Eryx sp. avec des vertèbres caudales munies d'une neurépine haute et modérément robuste et des ptéropophyses individualisées des postzygapophyses et cf. Eryx avec une neurépine plus basse et robuste et ptéropophyses fusionnées aux postzygapophyses.

Un troisième type, présent qu'à Balaruc II, est attribué à cf. Gongylophis. Il présente des vertèbres dorsales munies d'une neurépine modérément haute, d'une carène hémale développée et des vertèbres caudales légèrement moins complexes que celles attribuées à Eryx et avec une neurépine non bifurquée dorsalement.

Pour l'Eryciné de Moreda, il s'agit de la seule mention de la sous-famille dans le Pliocène espagnol. En Espagne, les Erycinés n'étaient connus que dans la Miocène inférieur de Corcoles (Alferez Delgado et Brea Lopez, 1981). Toutefois, d'après Rage, un Eryciné serait présent dans le Miocène terminal espagnol, dans le gisement de Salobrena, mais il correspondrait à une forme africaine ayant atteint la Péninsule ibérique avec les autres vertébrés qui ont franchi la Tethys sur le site de Gibraltar au Messinien (Rage, com. pers.). Le fossile de Moreda pourrait très bien être, bien que rien ne le démontre, une forme dérivée des formes africaines. L'absence d'autres Erycinés dans le reste du Pliocène espagnol (même le gisement du Pliocène supérieur des Iles Medas, assez riche en reptiles, et géographiquement proche de ceux de Sète et de Balaruc, n'a pas apporté d'Erycinés) conforte cette hypothèse. Ainsi, les Erycines, et au moins ceux du Miocène supérieur et du Pliocène espagnol, n'auraient pas pénétré dans la Péninsule ibérique en venant du Nord, sinon plus probablement d'Afrique, comme cela semble être aussi le cas du Varanidé trouvé dans ce même gisement de Moreda (Bailon, ce travail).

Pour ce qui concerne les Erycinés du Pliocène du Sud-Est de la France, ils correspondraient à des reliques d'une extension auparavant plus vaste. Les nombreux gisements du Pliocène de l'Europe centrale n'ont pas livré d'Erycinés, ils sont seulement présents dans le Miocène. Le Sud-Est de la France semble donc avoir constitué un refuge, dont les conditions climatiques étaient au Pliocène moyen et supérieur, encore semblables à celles du Miocène en Europe centrale.

Super-Famille Colubroidea Oppel, 1811

Colubroidea indéterminé

("Natriciné" ou Elapidé)

Localité et matériel.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: une douzaine de vertèbres (Fig. 59).

Description et discussion.-

Il s'agit d'un ensemble de vertèbres assez fragmentées et de petite taille, dont la longueur du centrum ne dépasse pas 4mm.

En vue dorsale, les vertèbres sont nettement plus longues que larges et présentent un étranglement interzygapophysaire long et peu profond. Le zygosphène semble être trilobé, avec deux lobes latéraux bien individualisés et un lobe central dont la morphologie reste inconnue. Les surfaces articulaires des prézygapophyses, dirigées antéro-latéralement, sont ovales et les ailes neurales postérieures sont courtes. Un seul processus prézygapophysaire est conservé, il est modérément long et triangulaire.

En vue ventrale, le centrum, plus ou moins plat, est allongé, faiblement élargi antérieurement et bien limité latéralement. La carène hémale est longue, modérément haute, mince et à bord ventral plus ou moins tranchant. Postérieurement, elle constitue un relief plus ou moins développé qui peut être considéré comme une "pseudohypapophyse". Antérieurement, la carène hémale s'élargit et atteint la base du cotyle. Les sillons subcentraux sont à peine ébauchés dans la plupart des vertèbres.

En vue latérale, le seul processus prézygapophysaire conserve s'aplatit dorso-ventralement. Les dia- et les parapophyses semblent présenter un développement semblable, et les processus parapophysaires, conservés dans une seule vertèbre, constituent une petite pointe dirigée antérieurement. Les foramens latéraux sont petits et situés sur la moitié antérieure de la vertèbre dans la limite dorsale d'une large dépression latérale. La crête subcentrale (= "margo inferior") est convexe et longue, et la limite ventrale de la carene hémale, fortement convexe, prend un aspect sigmoïde.

En vue antérieure, le cotyle, petit et moins large que le zygosphène, s'aplatit légèrement dorso-ventralement. Les foramens paracotyliens sont bien visibles et les surfaces articulaires des prézygapophyses restent horizontales. En vue postérieure, l'arc neural se voûte modérément, le zygantrum est profond et percé par deux foramens zygantraux; la marge postérieure de l'arc neural présente, de chaque côté, un petit foramen entre le zygantrum et sa limite latérale; le condyle, plus petit que le canal neural, est subcirculaire.

Des vertèbres allongées, munies de processus prézygapophysaires bien développés, des dia- et parapophyses bien individualisées, de foramens paracotyliens, d'un arc neural plus ou moins voûté et d'hypapophyses ébauchées ou absentes, présentent ainsi un ensemble de caractères qu'on trouve chez les Colubroidea évolués, tandis que chez les Colubroidea primitifs (Anomalopheidae et Russellopheidae), les processus prézygapophysaires et les foramens paracotyliens manquent alors que les synapophyses sont simples (Rage et Rocek, 1983).

Parmi les "Colubroïdes" évolués, la présence d'un centrum allongé, peu élargi antérieurement, à surface ventrale plate, bien limité latéralement et de processus parapophysaires, sont des caractères qui se retrouvent chez les Colubridés du type "natricine" et chez quelques Elapidés de petite

taille. Néanmoins, une hypapophyse plus développée est présente chez les Natricinés actuels et fossiles et chez les Elapidés comparés. En plus, chez ces derniers, les vertèbres portent un condyle et un cotyle plus développés que dans le fossile.

Le matériel fossile, trop fragmenté, tout comme l'absence d'un matériel de comparaison plus abondant, ne permettent pas une attribution plus précise.

Famille Colubridae Oppel, 1811.

Parmi les serpents, les Colubridés constituent actuellement la famille la plus importante par le nombre des espèces et la plus cosmopolite; elle comprend environ 1550 espèces (groupées en presque 300 genres) à moeurs terrestres, aquatiques, arboricoles, ou plus ou moins fouisseurs. La famille est présente sur tous les continents, à l'exception de l'Antarctique, les zones les plus froides des continents et quelques îles (l'Irlande, l'Islande et la Nouvelle Zélande entre autres).

La famille présente, entre autres, les caractères suivants: (1) crochets venimeux absents sur le maxillaire (= serpents aglyphes) ou présents, dans ce dernier cas, le sillon venimeux est ouvert et les crochets venimeux occupent une position postérieure sur le maxillaire (= serpents opisthoglyphes); (2) muscle "levator anguli oris" généralement absent (Underwood, 1967; Mc Dowell, 1987).

Les Colubridés sont subdivisés en neuf sous-familles (Mc Dowell, 1987): (1) les Homalopinae; (2) les Xenodermiinae; (3) les Talamaniinae; (4) les Pareatinae; (5) les Eudontinae; (6) les Pseudoxenodontinae; (7) les Natricinae; (8) les Xenodontinae et (9) les Colubrinae. Seul les Colubrinae et les Natricinae sont représentés en Europe. Tous les Colubridés européens ont la tête recouverte de grandes écailles, à la différence de celle des Vipéridés où les écailles de la tête sont presque toutes subdivisées. La pupille est ronde sauf chez Macroprotodon cucullatus et Telescopus fallax, chez qui les pupilles sont respectivement ovales et fendues. Ces deux espèces, ainsi que Malpolon monspessulanus, sont les seuls Colubridés européens opisthoglyphes. La plupart sont ovipares à l'exception de Coronella girondica et Elaphe dione qui sont plus ou moins ovovivipares.

Dans cette famille, la morphologie vertébrale (l'élément osseux le plus abondant dans les gisements fossilifères) est très homogène, et seule la présence ou l'absence d'hypapophyse, peut constituer un éventuel critère de différenciation. Ainsi, dans ce travail, je considère deux groupes, non naturels, de Colubridés, en fonction de la présence ou non d'hypapophyse: "les Colubrinés" où les hypapophyses sont présentes sur les vertèbres dorsales antérieures (= cervicales) seulement, à la différence des "Natricinés" où les hypapophyses sont présentes sur toute la série des vertèbres dorsales.

Les plus anciens Colubridés fossiles proviennent de l'Oligocène: Coluber cadurci de l'Oligocène inférieur (Rage, 1974b), Natrix mlynarskii d'âge Oligocène indéterminé (Rage, 1988b), tous deux provenant des Phosphorites du Quercy en France, et Texasophis galbreathi de l'Oligocène moyen ou supérieur du Colorado aux Etats Unis (Holman, 1984).

"Colubrinés"

Genre Coluber Linné, 1758.

Le genre Coluber, largement distribué actuellement en Amérique du Nord, en Europe, en Afrique du Nord et en Asie, est connu en Europe par six espèces: C. hippocrepis présente dans la péninsule ibérique, le sud de la Sardaigne et en Afrique du nord-ouest; C. algerius que l'on trouve à Malte et dans le nord-ouest de l'Afrique; C. najadum qui habite les Balkans (du nord de l'Istrie au sud de la Bulgarie, jusqu'en Grèce et aux îles Ioniennes et de la mer Egée), le sud-ouest de la Russie et le sud-ouest de l'Asie (Moyen-Orient, Irak et Iran); C. viridiflavus présente dans le nord-est de l'Espagne, en France, Corse, sud de la Suisse, l'Italie, la

Sardaigne, la Sicile, sur la côte adriatique et à Malte; C. gemonensis qui se trouve sur la côte est de l'Adriatique, la Grèce et l'île de Gioura dans les Cyclades; et C. jugularis présente dans le sud-est de l'Europe et le sud-ouest de l'Asie (Arnold et Burton, 1978; Matz et Weber, 1983).

Du point de vue ostéologique, les représentants européens du genre Coluber présentent, au moins, les caractères suivants: (1) maxillaire muni d'un processus préfrontal généralement plus large que le processus ectoptérygoïde, d'une concavité postéro-dorsale bien limitée antérieurement et postérieurement et d'un petit diastème au niveau du processus ectoptérygoïde; (2) frontal plus long que large, avec une crête latérale modérément développée et des processus préfrontaux élargis et plus ou moins reliés entre eux par une crête latérale; (3) crête pariétale généralement en V; (4) supraoccipital avec une crête supraoccipitale développée et une aire postérieure réduite; (5) prootique avec une crête supraoccipitale développée et une incisure otique large et modérément profonde; (6) processus vomérien du palatin plus ou moins triangulaire; (7) branche latérale de l'ectoptérygoïde plus ou moins rectangulaire; (8) parabasisphénoïde avec une crête ptérygoïde modérément inclinée vers l'avant et des processus basiptérygoïdes développés; (9) carré modérément robuste et triangulaire (10) canal de Meckel généralement fermé dans la moitié antérieure du dentaire et (11) vertèbres dorsales plus longues que larges et élancées.

Coluber viridiflavus (Lacépède, 1789).

Matériel et localités.-

- Montoussé-5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France: une trentaine de vertèbres dorsales (Coll. Clot).

- Abri de la Citoyenne, Pléistocène supérieur (rémanie), Hautes-Pyrénées, France: 6 vertèbres dorsales (Coll. Clot).

- Pierres-Blanches, Pléistocène indéterminé, Hérault, France: 12 prémaxillaires; 9 fragments de maxillaires; 1 préfrontal (= lacrymal); 7 frontaux; 2 fragments de pariétal; 2 supraoccipitaux; 10 prootiques; 4 exoccipitaux; 2 septomaxillaires; 3 palatins; 6 ectopterygoïdes; 6 parabasisphénoïdes; 9 basioccipitaux; 8 carrés; 3 fragments de dentaires; 12 fragments d'articulaires s.l. et un très grand nombre de vertèbres (USTL).

Description et discussion.-

(1) Prémaxillaire (Fig. 60, A).-

Le prémaxillaire se caractérise par la présence de deux processus transverses et d'un processus nasal longs et effilés. A la base de chaque processus transverse, un petit processus postérieur est présent. Le processus nasal, long et étroit, montre une section triangulaire, avec une crête ventrale très réduite. Les processus vomériens (= processus palatin, sensu Szyndlar, 1984) sont modérément développés et fusionnés medialement entre eux dans presque toute leur longueur. Postérieurement, chaque processus vomérien constitue une petite pointe émoussée. Sur les prémaxillaires de plus grande taille, un foramen est présent à la base de ces deux pointes postérieures. Deux foramens prémaxillaires sont visibles sur la face ventrale de l'os; un troisième foramen, plus antérieur et medial, est présent dans les prémaxillaires de plus petite taille, plus la taille de l'os augmente, plus le foramen central devient petit et il manque sur les prémaxillaires de plus grande taille.

Parmi les Colubridés européens, seul le genre Coluber présente une morphologie des processus transverses et du processus nasal semblable à celle du fossile. A l'intérieur du genre, seul C. viridiflavus et en

moindre degré C. gemonensis ont cette morphologie. C. jugularis et surtout C. hippocrepis ont des processus transverses plus courtes et plus robustes.

(2) Maxillaire.-

Un seul maxillaire, de très petite taille, est presque complet. Le processus préfrontal est lamellaire et plus large que le processus ectoptérygoïde. La concavité postéro-dorsale, bien limitée antérieurement et postérieurement, est deux fois plus longue que le processus ectoptérygoïde. Les dents, au nombre de 14 ou 15, sont du type homodonte-isodonte (sensu Anthony, 1955), et la rangée dentaire présente un diastème qui occupe tout la longueur du processus ectoptérygoïde.

Chez Natrix, et surtout, chez Malpolon et Macroprotodon, les maxillaires présentent une hétérodontie dimensionnelle opisthodonte. Chez Coronella et chez Elaphe, le processus préfrontal est généralement moins large que le processus ectoptérygoïde et il n'y a pas de diastème sur la rangée dentaire.

Parmi les différents représentants du genre Coluber comparés (C. viridiflavus, C. gemonensis, C. jugularis et C. hippocrepis), seul C. hippocrepis, avec un processus préfrontal aussi large que le processus ectoptérygoïde, diffère du fossile. Chez les autres espèces, la morphologie de cet élément osseux est assez homogène et tout à fait comparable à celle du fossile.

(3) Préfrontal (Fig. 61, B).-

En vue latérale, l'os a un bord antérieur plus ou moins irrégulier et modérément convexe, tandis que le bord postérieur est légèrement concave. Sur cette face de l'os, quatre foramens, dont le plus ventral atteint le foramen lacrymal, constituent une rangée dorso-ventrale.

En vue mediale, une forte lame transversale constitue la cloison antéro-latérale de la cavité orbitaire chez l'animal vivant. En vue postérieure, cette cloison est percée par un grand foramen lacrimonasal ventral et par un petit foramen dorsal.

La morphologie generale de l'os correspond bien à celle que presente le genre Coluber et plus précisément l'espèce C. viridiflavus.

(4) Frontal (Fig. 60, D).-

L'os, pair, constitue un conduit ouvert medialement et à section plus ou moins triangulaire. En vue dorsale, l'os est nettement plus long que large, avec un bord medial droit et un bord lateral muni d'une crête laterale modérément developpée et convexe. Un faible sillon perce par un ou deux foramens, longe la base de la crête laterale. Les processus prefrontaux (sensu Rabeder, 1977;= processus premaxillaires, sensu Szyndlar, 1984) externe et interne sont relativement courts et larges, le dernier étant plus court que le premier.

En vue antérieure, l'ouverture frontale est subcirculaire. Les processus prefrontaux sont reliés entre eux par une crête laterale et les bords antérieurs de chaque processus prefrontal constituent une forte crête à bord tranchant. Un foramen est visible au fond de la cavité formée par ces trois crêtes. Le processus septomaxillaire (sensu Szyndlar, 1984;= processus nasal sensu Rabeder, 1977) est plus ou moins globuleux et ovale. Sur le bord antérieur de la cloison ventro-latérale de l'os, une petite excroissance osseuse lamellaire (= lobe frontomedial) plus ou moins développée se dirige vers l'ouverture frontale.

La morphologie generale de l'os correspond bien à celle que presente le genre Coluber en general. Chez Malpolon et à un moindre degre chez Macroprotodon, l'os est proportionnellement plus étroit; chez Natrix, le processus prefrontal interne est plus développé que le processus prefrontal

externe, tandis que chez Coronella et surtout chez Elaphe, les frontaux sont plus courts et plus larges. Parmi les représentants du genre Coluber comparés, seul C. viridiflavus présente une crête latérale reliant les processus préfrontaux complète et un lobe frontomédial à développement variable comme c'est le cas chez le fossile. Chez les autres espèces (C. jugularis, C. gemonensis et C. hippocrepis), la crête qui relie latéralement les processus préfrontaux est incomplète et le lobe frontomédial manque.

(5) Pariétal.-

Le pariétal présente un bord antérieur droit; les branches de la crête pariétale sont bien développées, divergent antérieurement et entrent en contact à leur extrémité postérieure. Elles présentent une morphologie en V caractéristique au moins des représentants européens du genre Coluber. Le développement de la crête pariétale correspond bien à celui que présente l'actuelle C. viridiflavus.

(6) Supraoccipital (Fig. 60, E).-

L'os se caractérise par la présence d'aires supraoccipitales fortement convexes, bien séparées l'une de l'autre par une crête longue, haute, à bord dorsal tranchant, et nettement plus développées que les aires postérieures lesquelles sont très réduites. La crête occipitale est bien développée et la crête sagittale est très réduite comme conséquence du faible développement des aires postérieures.

La morphologie générale de l'os correspond tout à fait à celle que présente l'actuelle C. viridiflavus.

(7) Prootique. (Fig. 60, B)-

Le prootique se caractérise par la présence d'une crête supraoccipitale généralement bien développée. En vue latérale, le bord postérieur de l'os a une incisure otique large et modérément profonde. Le foramen prootique antérieur est le plus souvent double, avec un foramen dorsal (pour la branche maxillaire du trijumeau) plus grand et oval et un foramen ventral (pour la branche du constricteur dorsal interne du nerf trijumeau) petit et circulaire. Sur deux prootiques seulement, le foramen prootique antérieur est unique, néanmoins, une ébauche de séparation apparaît toujours. Le foramen prootique postérieur (pour la branche mandibulaire du trijumeau) est unique et grand. Le pont osseux qui sépare les foramens prootiques antérieur et postérieur est convexe et modérément robuste. Un petit foramen traverse le pont osseux dans un seul des exemplaires fossiles, tandis qu'une ébauche de sillon antero-ventral est présent sur quelques uns des fossiles étudiés.

Cet ensemble de caractères correspond bien à celui que présent le genre Coluber en général. Chez Coronella, Elaphe et Malpolon, l'incisure otique est plus étroite est plus profonde, en plus, Coronella et Elaphe ont des ponts osseux plus robustes et plus larges, surtout ventralement.

Parmi les représentants du genre Coluber comparés, C. gemonensis possède un pont osseux plus mince et le foramen prootique antérieur semble être simple; chez C. hippocrepis, bien que la morphologie générale de l'os soit très semblable, la division en deux foramens, dorsal et ventral du foramen prootique antérieur se fait en position plus interne que dans le fossile. C. viridiflavus présente la même gamme de variabilité que chez le fossile.

(8) Exoccipital (Fig. 60, C).-

L'exoccipital montre une crête occipitale bien développée et verticale. En vue latérale, l'incisure otique est profonde et petite. Les foramens des nerfs vague et hypoglosse se logent dans une fosse jugulaire bien développée et située juste devant l'extrémité ventrale de la crête occipitale; d'autres foramens, plus petits, apparaissent aussi à la base de l'os. Le processus parotique est modéré et le foramen postoccipital, grand, se place sur la face dorsale de l'os, juste derrière la crête occipitale.

La morphologie générale de l'os correspond bien à celle de l'actuelle G. viridiflavus.

(9) Septomaxillaire.-

L'os, subtriangulaire, porte trois processus: un processus antérieur (= processus prémaxillaire), partiellement cassé dans les deux exemplaires conservés, un processus antéro-latéral (=processus nasal) bien individualisé et incurvé dorsalement, et un processus postérieur (= processus frontal) long, aplati latéralement dans sa moitié postérieure et muni distalement, et du côté ventral, d'une projection osseuse laminaire incurvée dorsalement. La surface dorsale de l'os est convexe.

En vue ventrale, l'os présente une forte dépression bien limitée, surtout antérieurement, par une crête circulaire. Cette dépression constitue, chez l'animal vivant, la cavité où se loge la lame sphéroïde du vomer (= "lamina sphaeroidea palatina ossis vomeris", sensu Szunyoghy, 1932). Une crête transverse est présente à la base du processus nasal, puis, médialement, elle s'incline antérieurement et atteint le processus prémaxillaire. Entre cette crête et la crête sphéroïde, un sillon transversal est présent. Distalement, le processus frontal est bifurqué, avec une pointe postérieure et un processus lamellaire latéral incurvé dorsalement.

Parmi les Colubridés européens, Coronella et Elaphe ont des processus prémaxillaires plus robustes et plus larges à leur base; Malpolon et Natrix ont, au moins, des processus frontaux plus courts. Chez Coluber, C. gemonensis et C. hippocrepis ont aussi des processus prémaxillaires plus larges à leur base et la fosse sphéroïde, comme cela est le cas des autres Colubridés mentionnées ci-dessus, s'ouvre postérieurement, tandis que chez le fossile et l'actuelle C. viridiflavus, bien que faiblement, la fosse sphéroïde est bien limitée postérieurement par une crête.

(10) Palatin.-

Les trois palatins recoltés correspondent à des individus de très petite taille. Tous les trois, ont leur processus vomerien cassé, néanmoins, on peut observer qu'il était large. Le processus maxillaire est long, dirigé postéro-ventralement et occupe une position ventrale, juste en-dessous du bord antérieur du processus vomerien. Le processus ptérygoïde se bifurque postérieurement, avec une pointe dorsale plus longue et plus développée que la pointe ventrale.

L'élargissement de la base du processus vomerien est caractéristique de la plupart des représentants européens du genre Coluber (seul C. hippocrepis possède des processus vomeriens plus retrécis à leur base).

(11) Ectoptérygoïde (Fig. 60, F).-

L'os présente une morphologie caractéristique en Y avec des branches antérieures, latérale et médiale, bien individualisées l'une de l'autre. La branche antérieure latérale est rectangulaire et l'impression d'une des branches du muscle ptérygoïde apparaît clairement sur son bord latéral. La branche médiale constitue une pointe mince et aussi longue que la branche latérale. La branche postérieure est droite, longue et munie distalement d'un processus ptérygoïde peu développé.

Elaphe et Natrix ont des branches antérieures moins individualisées l'une de l'autre, la branche latérale étant nettement plus large que chez le fossile; chez Coronella, la branche médiale est plus large à sa base et la branche postérieure est plus courte et plus robuste, tandis que chez Malpolon, l'os se tord et tout comme chez Macroprotodon, les deux branches antérieures montrent un développement égal.

La morphologie de cet élément osseux est très homogène parmi les espèces de Coluber et la différenciation spécifique est très délicate. Néanmoins, chez C. gemonensis, la branche latérale semble légèrement plus étroite que chez le fossile, tandis que chez C. hippocrepis, cette branche latérale est plus large, et l'ectoptérygoïde présente une morphologie du type Elaphe.

(12) Parabasisphénoïde (Fig. 61, A).-

Dans tous les cas, la portion antérieure correspondant au parasphénoïde est cassée. En vue ventrale, les processus suborbitaires, pas toujours conservés, sont larges, bien développés, à bords latéraux convexes et bien séparés des processus basiptérygoïdes. Ces derniers sont robustes et modérément développés. Une petite encoche est souvent présente sous la partie postérieure de chacun de ces processus; elle constitue la limite médiale du foramen de la branche du constricteur dorsal interne du nerf trijumeau. La limite postérieure de l'os possède un processus postéro-médial bien développé. La crête ptérygoïde, proéminente, s'incline antérieurement, bien que moins nettement que chez Elaphe. L'aire centrale est réduite. La crête basisphénoïde manque ou est à peine ébauchée. Les foramens vidien antérieurs sont bien visibles et les foramens communs (= foramen vidien postérieur + foramen cérébral) sont grands, non déplacés latéralement et prolongés postéro-latéralement par un sillon plus ou moins profond selon les cas.

En vue dorsale, le foramen antérieur du nerf abducens et celui du nerf sympathétique (sensu Szyndlar, 1984), sont bien séparés l'un de l'autre; ce dernier étant prolongé par un sillon postéro-latéral. La fosse pituitaire est profonde et subtriangulaire.

Chez Malpolon, les processus suborbitaires sont assez rapprochés des processus basiptérygoïdes et la crête ptérygoïde est plus ou moins transverse, tandis que chez Natrix, cette crête s'incline postérieurement. Chez Coronella, la crête ptérygoïde est moins développée et moins inclinée vers l'avant, les processus basiptérygoïdes sont plus petits et, tout comme chez Elaphe, l'aire centrale est plus développée. Chez ce dernier genre, la crête ptérygoïde s'incline plus nettement vers l'avant, les foramens vidéens antérieurs n'apparaissent pas en vue ventrale, et en vue dorsale, le foramen antérieur du nerf abducens et celui du nerf sympathétique (sensu Szyndlar, 1984) sont plus proches l'un de l'autre.

Chez Coluber, C. gemonensis a une crête ptérygoïde et des processus basiptérygoïdes moins développés, tandis que chez C. hippocrepis, les processus suborbitaires sont plus développés et plus robustes, la crête ptérygoïde semble être plus inclinée vers l'avant, et la crête basiptérygoïde est le plus souvent plus développée. Chez C. viridiflavus, la morphologie générale de l'os correspond bien à celle que présente le fossile.

(13) Basioccipital (Fig. 60, G).-

Cet os se caractérise par la présence d'une crête basioccipitale fortement développée, surtout dans sa portion médiane où elle constitue trois lobes bien distincts, le central étant le plus long. Latéralement, cette crête atteint l'extrémité latérale du tubercule basioccipital correspondant. Ce dernier, bien que modérément développé, est toujours bien individualisé. La crête mésiale, bifurquée postérieurement, est à peine

ébauchée. Une encoche centrale, présent sur le bord antérieur de l'os, correspond à l'impression du processus postéro-médial du parabasisphénoïde.

Chez Elaphe, l'os est généralement plus élargi et possède une crête basioccipitale moins développée tout comme chez Coronella où les tubercules basioccipitaux sont plus larges et moins individualisés. Malpolon a des basioccipitaux plus allongés, la crête basioccipitale se réduit plus ou moins à sa portion médiane où elle constitue un seul lobe central; chez Macroprotodon, la crête basioccipitale et les tubercules basioccipitaux sont très peu développés et la crête médiane manque, tandis que chez Natrix, au moins les tubercules basioccipitaux sont plus larges. Chez Coluber, la morphologie des basioccipitaux fossiles correspond bien à celle que présente l'actuelle C. viridiflavus.

(14) Carré (Fig. 61, C).-

Il s'agit d'un os modérément élargi et qui présente un aspect triangulaire. Il possède une crête latéro-antérieure (= crête du carré) bien développée et à bord tranchant. La crête dorsale est longue constituant une petite saillie antérieure. Le processus stapédial, ovale, occupe une position médiane sur le bord postérieur de l'os.

Chez Elaphe, les carrés sont plus robustes et moins élargis dorsalement, tandis que chez Coronella, l'os est plus large dorsalement. Chez Natrix, la crête du carré est moins proeminente et chez Malpolon, l'ensemble de l'os est plus allongé et étroit. Chez Coluber, la morphologie de cet os est assez homogène sauf chez C. hippocrepis où la crête dorsale est généralement plus courte.

(15) Dentaire.-

En vue médiale, le canal de Meckel constitue un étroit sillon antérieur fermé à partir de la cinquième position dentaire. Le processus

angulaire est modérément robuste et bilobe. En vue labiale, le foramen mental, grand et allongé, se situe entre la sixième et la septième position dentaire. L'encoche de l'articulaire s.l. débute à partir de la neuvième position dentaire.

La morphologie de l'os correspond bien à celle que présente le genre Coluber en général.

(16) Articulaire s.l. (Fig. 61, D).-

Chez le fossile, et comme cela est le cas général chez Coluber, la crête mediale est relativement haute et à bord dorsal convexe alors que la crête laterale est modérément développée. La crête supraangulaire est bien présente et le processus retroarticulaire est long et incurvé medialement. En vue linguale, une carène diagonale traverse la crête mediale de l'os.

Chez Elaphe et surtout chez Natrix, les crête mediale et laterale sont moins hautes, tandis que chez Malpolon, la crête mediale est nettement plus haute et convexe. Chez Coronella, la morphologie des crêtes est semblable à celle du fossile, néanmoins, la crête supraangulaire manque et la fosse mandibulaire est plus large en vue dorsale.

(17) Vertèbres (Fig. 62).-

Les vertèbres sont de taille moyenne, la longueur du centrum variant entre 4mm et 6mm, et nettement plus longues que larges (la valeur moyenne de l'indice LC/LM, où LC= longueur du centrum et LM= largeur minimale de l'arc neural mesurée au niveau de l'étranglement interzygapophysaire est de 1,28 pour les vertèbres provenant du gisement des Pierres-Blanches).

En vue dorsale, l'étranglement interzygapophysaire est long et relativement profond. Les ailes neurales sont modérément larges et les épines épizygapophysaires, bien que petites, sont le plus souvent présentes. Le zygosphène présente un bord antérieur droit ou légèrement

concave, plus rarement trilobé. Les surfaces articulaires des prezygapophyses sont ovales et les processus prezygapophysaires, coniques, constituent une longue pointe.

En vue ventrale, le centrum, modérément allongé, a un aspect triangulaire avec des marges latérales bien marquées. La carène hémale est longue, bien développée, spatulée postérieurement, à limites latérales nettes et à bord ventral arrondi ou plat.

En vue latérale, la neurépine est plus longue que haute. La crête interzygapophysaire est modérément développée, les marges ventrales sont longues. Les dia- et les parapophyses, plus ou moins petites, se distinguent bien l'une de l'autre. Les foramens latéraux se logent dans de profondes dépressions.

En vue antérieure, le bord supérieur du zygosphène est droit ou légèrement convexe et le cotyle, circulaire est plus petit que le zygosphène. En vue postérieure, l'arc neural se voûte modérément et le condyle est circulaire et petit.

Parmi les Colubridés européens, Coronella et Macroprotodon ont des vertèbres de plus petite taille et, de plus, chez Coronella, l'arc neural est très aplati dorso-ventralement et la carène hémale est le plus souvent large, basse et à limites latérales diffuses. Chez Elaphe, les vertèbres sont plus courtes et plus robustes, avec des ailes neurales postérieures plus larges, et une carène hémale à bord ventral arrondi et très rarement plat. Chez Malpolon, les ailes neurales postérieures sont plus courtes, le centrum est plus long et plus étroit et la carène hémale, mince, présente un bord ventral tranchant. Chez Coluber, et plus précisément chez L. viridiflavus, la morphologie vertébrale correspond tout à fait à celle des fossiles.

Coluber viridiflavus dans les gisements européens

L'espèce est signalée en Europe depuis le Pliocène moyen (MN15) d'Etuliya, Valeny et Musait en Moldavie, URSS (Redkozubov, in Szyndlar, sous-presse). Elle est aussi mentionnée dans le Pliocène supérieur (MN16) de Chishmikiy et Bachoy, Moldavie, URSS (Redkozubov, in Szyndlar, sous-presse), de Beremend 1 en Hongrie (Szunyoghy, 1932); dans le Pléistocène moyen de St. Margarethen en Autriche (Rabeder, 1977) et de Varbeshnitsa en Bulgarie (Szyndlar, sous-presse). Coluber cf. C. viridiflavus est citée dans le Pliocène moyen (MN15) de Wèze (Mlynarski, 1961, 1964; Mlynarski et Szyndlar, 1989), le Pliocène supérieur (MN16) de Rebielice Krolewskie (Szyndlar, sous-presse) et le Pléistocène moyen de ce même gisement (Rabeder, 1974).

C. robermertensi (Mlynarski, 1964) du Pliocène supérieur (MN16) de Rebielice Krolewskie est considérée par Szyndlar (sous-presse) comme un synonyme de C. viridiflavus.

Coluber sp.

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN15), Hérault, France: un palatin et une vertèbre dorsale (UCBL).
- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN16), Catalogne, Espagne: un fragment de maxillaire et quatre vertèbres dorsales (USTL).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen/Holocène, Alpes-Maritimes, France: une vingtaine de vertèbres dorsales (IPH).
- Grotte du bois du Cantet, Espèche, Pléistocène supérieur (Magdalénien), Hautes-Pyrénées, France: une vertèbre dorsale .

Description et discussion.-

(1) Palatin (Sète, Pliocene moyen, Fig. 63, A).

Parmi les serpents présents dans le gisement de Sète (Scoleophidiens, Erycines, Colubridés, Elapidés et Viperidés), la morphologie générale du palatin correspond bien à celle que présentent les Colubridés en général: (1) processus vomerien développé; (2) processus maxillaire en position ventro-laterale et dirigé postero-ventralement et (3) processus ptérygoïde bifurqué.

Chez les Colubridés, la morphologie du processus vomerien, triangulaire, bien élargi à sa base et portant dorsalement un processus choanal modérément développé, différencie le genre Coluber du reste des Colubridés européens.

Parmi les représentants européens actuels du genre Coluber comparés, C. gemonensis, C. jugularis et C. viridiflavus, ont des processus antérieurs du palatin plus courts et plus robustes, avec, en vue dorsale, une lame horizontale plus large; leur processus maxillaire est aussi plus large à sa base et le processus ptérygoïde est généralement plus robuste que chez le fossile de Sète. C. hippocrepis, possède un processus antérieur et un processus maxillaire à morphologie semblable à celle du fossile cependant, le processus vomerien, subrectangulaire chez cette dernière espèce, est plus étroit à sa base et le processus ptérygoïde est plus élancé. Si la morphologie générale correspond bien à celle que présente le genre Coluber, l'attribution spécifique de cet élément osseux reste toujours incertaine.

(2) Maxillaire (Iles Medas, Pliocene supérieur, Fig. 63, B).

Un fragment correspondant à la moitié postérieure d'un maxillaire est attribué à Coluber. En vue médiale, le processus ectoptérygoïde est robuste, légèrement plus haut que long et avec une surface articulaire pour

Genre Macroprotodon Guichenot, 1850.

Introduction.-

Le genre, connu par une seule espèce (M. cucullatus), est présent actuellement dans la moitié sud de la péninsule ibérique, dans les îles Baléares, dans le nord de l'Afrique et dans l'Asie de l'ouest où il atteint l'Israël.

Il s'agit d'un serpent opisthoglyphe de petite taille (il ne dépasse que très rarement 60cm de longueur totale) qui se trouve dans une grande variété d'habitats secs et chauds, notamment dans les régions sableuses, les forêts ouvertes, les lieux broussailleux ou rocheux. De mœurs crépusculaires ou nocturnes, il passe la plupart de la journée sous les pierres, dans les terriers d'autres animaux ou enterré dans le sol.

Jusqu'à présent, aucun fossile n'a été directement attribué à Macroprotodon, néanmoins, Szyndlar (1988), considère que les vertèbres attribuées à cf. Coronella par Jaén et Sanchiz (1985) dans le Pliocène moyen (MN 15) de Layna, Espagne, se rapprochent plus de Macroprotodon que d'aucun autre genre de Colubridés.

Le genre, et plus précisément M. cucullatus, présente un ensemble de caractères ostéologiques qui le différencie aisément du reste des Colubridés européens: (1) maxillaire muni d'un long diastème juste après le processus préfrontal, dents antérieures présentant une hétérodontie dimensionnelle, les plus postérieures étant les plus développées et d'une rangée dentaire postérieure dont les deux dents postérieures sont sillonnées latéralement; (2) frontaux allongés et étroits, avec un bord antérieur ovale et des processus préfrontaux peu développés; (3) pariétal plus long que large, à bord antérieur concave, crête pariétale réduite et avec des branches convergeant postérieurement; (4) palatin muni d'un

et leur attribution à Coluber doit être considérée au sens large du terme, c'est-à-dire, sens "Colubriné".

Dans les gisements d'âge Pliocène étudiés, le matériel attribué à Coluber constitue une petite partie de l'ophiofaune présente à cette période. Cette dernière présentant un cachet nettement plus "exotique" (principalement composée par des Scolecophidiens, Elapidés, Viperes du groupe oriental et un Aniliidé, Bailon, 1988, 1989 et ce travail). C'est à partir du Pléistocène, avec la disparition de tous ces taxons exotiques, que les Colubridés, et le genre Coluber parmi eux, occupent une place assez importante dans l'herpétofaune des gisements de l'Europe occidentale. Coluber ayant survécu à la série de changements climatiques subis avec l'arrivée des différentes périodes glaciaires. Ainsi, l'espèce actuelle C. viridiflavus semble être déjà représentée depuis le Pléistocène inférieur de Montousse 5 (que des vertèbres), tandis que dans le gisement des Pierres-Blanches d'âge Pléistocène non déterminé, la presque totalité des éléments squelettiques appartenant à cette espèce sont présents.

diapophyses) et les marges latérales sont courtes. Le cotyle et le condyle sont circulaires et petits. Les surfaces articulaires des pré- et des postzygapophyses sont ovales. Les processus prézygapophysaires, longs et élargis à leur base, forment une pointe arrondie. L'arc neural est modérément voûté.

Parmi les différents Colubridés actuels et fossiles comparés, seul l'actuel Macroprotodon présente un ensemble de caractères semblable à celui du fossile, néanmoins, l'absence de pièces crâniennes avec une valeur systématique beaucoup plus importante que celle des vertèbres, ne permet pas une attribution plus précise. J'attribue donc ces vertèbres à cf. Macroprotodon.

processus maxillaire robuste, court et dirige ventralement et d'un processus choanal long et incurvé medialement; (5) branches antérieures de l'ectoptérygoïde à développement semblable; (6) parabasisphénoïde avec processus suborbitaires absents ou à peine ébauchés, processus basiptérygoïdes réduits, processus parasphénoïde bien individualisé du basisphénoïde s. str., basisphénoïde subrectangulaire et crête pterygoïde réduite à sa portion la plus latérale; (7) dentaire robuste et pourvu d'un diastème après la sixième dent, laquelle est la plus développée.

cf. Macroprotodon.

Localité et matériel.-

- Iles Medas, Pliocene supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: deux vertèbres dorsales (Fig. 64).

Description et discussion.-

Les vertèbres, modérément allongées, sont de petite taille; leur centrum ne dépasse pas 4mm de longueur. Le bord antérieur du zygosphène est trilobé, avec un lobe central bien développé. En vue antérieure, le bord supérieur du zygosphène est convexe. En vue ventrale, le centrum apparaît plus ou moins cylindrique, avec des marges latérales diffuses et il porte une carene hemale étroite, à bord ventral arrondi. Cette carene hemale est bien limitée latéralement jusqu'au tiers postérieur de sa longueur totale, puis elle s'élargit et ses limites latérales deviennent diffuses à son extrémité postérieure.

En vue latérale, les dia- et les parapophysés présentent un développement semblable, les forams latéraux occupent une position assez antérieure (se situent dans une dépression localisée juste derrière les

l'ectoptérygoïde ovale et bien différenciée. La concavité postéro-dorsale du maxillaire est bien nette, modérément longue et bien limitée antérieurement et postérieurement par l'os. En vue labiale, un petit diastème se situe à l'hauteur du processus ectoptérygoïde. Un petit foramen s'ouvre sur la face latérale de l'os au niveau de ce diastème. Les dents sont aglyphes, robustes et en crochet.

Parmi les Colubridés européens, chez Natrix, Elaphe et Coronella, le processus ectoptérygoïde est lamellaire et le diastème manque; en plus, chez Elaphe, l'échancrure dorsale n'est pas limitée postérieurement, tandis que chez Natrix, cette structure manque. Chez Malpolon et Macroprotodon, les dents postérieures, au moins, sont sillonnées (= serpents opisthoglyphes).

(3) Vertèbres.

Les vertèbres présentent la morphologie caractéristique du genre: vertèbres dépourvues d'hypapophyses, modérément allongées et graciles; ailes neurales postérieures modérément élargies; centrum triangulaire et pas trop élargi antérieurement; carène hémale développée, bien limitée latéralement et à bord ventral arrondi ou plat en coupe transversale.

L'état de conservation, très détérioré de ces vertèbres, ne permet pas une attribution spécifique précise.

Conclusions

Parmi les différents gisements étudiés, le genre Coluber, tel qu'il est reconnu actuellement, est déjà représenté dans le Pliocène moyen (MN15) de Sète, France (un palatin et une vertèbre dorsale) et dans le Pliocène supérieur (MN16) des îles Medas en Espagne (un fragment de maxillaire et quatre vertèbres dorsales). Les représentants prépliocènes attribués à Coluber ne sont, pour la plupart d'entre eux, connus que par des vertèbres

Genre Malpolon Fitzinger, 1826.

Introduction.-

Le genre Malpolon constitue un groupe restreint de couleuvres opisthoglyphes représenté actuellement par deux espèces: M. monspessulanus avec une distribution circumméditerranéenne (Europe, à l'exception de la plus grande partie de la péninsule italienne, l'ouest de l'Asie et l'Afrique du nord (Matz et Weber, 1983; Bons et al., 1984) et M. moilensis présente en Afrique du nord-ouest et dans les régions les plus arides de l'Asie du sud-ouest.

Le seul représentant actuel européen, c'est-à-dire M. monspessulanus, possède, entre autres, les caractères ostéologiques suivants: (1) maxillaire allongé, robuste, convexe médialement en vue dorsale et portant deux dents postérieures longues et sillonnées latéralement (= serpent opisthoglyphe); (2) frontaux allongés, étroits et munis d'un bord latéral fortement convexe; (3) pariétal portant une crête pariétale bien développée en V et avec des branches postérieures convergentes; (4) parabasisphenoïde avec des processus suborbitaires rapprochés des processus basiptérygoïdes et une crête ptérygoïde développée et transverse; (5) ectoptérygoïde sigmoïde, robuste et portant deux branches antérieures en pointe; (6) carré allongé et étroit; (7) articulaire s.l. avec une crête médiale haute et fortement convexe dorsalement; (8) vertèbres modérément allongées, avec un centrum étroit et portant une carène hémale longue et mince et bords postérieurs de l'arc neural droits ou faiblement convexes en vue postérieure.

A l'état fossile, le genre est connu dans le Pliocène moyen de Layna en Espagne (M. mlynarskii, Szyndlar, 1988) et du Fort du Serrat-d'en-Vacquer à Perpignan, France (Coelopeltis (actuellement Malpolon) laurenti,

Deperet, 1890) (Nota: les vertèbres attribuées à cette espèce par Deperet, constituent un mélange d'Elapidés, Viperidés et Colubridés (Hoffstetter, 1939). Rage (1984a) considère qu'au moins une partie de ces vertèbres présente de fortes ressemblances avec l'actuelle M. monspessulanus. L'attribution générique, au moins pour une partie des vertèbres, bien que fort probable, reste toujours douteuse, tandis que l'attribution spécifique me semble ne pas être justifiée. Une révision du matériel s'avère indispensable). Malpolon est aussi signalé dans le Pliocène supérieur de Balaruc II, Hérault, France (Malpolon sp., Bailon, 1989) et de Tourkobounia I en Grèce (cf. Malpolon, Szyndlar, sous-pressé), dans le Pléistocène moyen ancien de Terra-Amata (Malpolon cf. M. monspessulanus, Bailon et al., 1988), dans le Pléistocène moyen de la grotte de "Las Grajas" à Malaga, Espagne (Sanchiz, sous-pressé), le Pléistocène indéterminé des Breches de la Valette près de Perpignan, France (Coelopeltis insignitus, synonyme de M. monspessulanus, de Rochebrune, 1880 et dont l'attribution spécifique ne semble pas être justifiée) et dans les couches Paléochrétiennes de la grotte de l'Hortus, France (Malpolon sp., Rage, 1972c). Kormos (1911) signale la présence de Coelopeltis (actuellement Malpolon) dans le Miocène de Pologne. Malheureusement, aucune description ni figure ne sont ajoutées par cet auteur et cette identification s'avère douteuse (Szyndlar, sous-pressé)).

Malpolon monspessulanus Oppel, 1811.

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: un parabasisphénoïde et sept vertèbres dorsales (UCBL).

- La grotte du Lazaret, Pleistocene moyen-Holocene, Alpes-Maritimes, France. Sol 5: un angulaire s.l. et deux vertebres dorsales, sol non determine: un angulaire s.l., couche remaniee: un dentaire gauche et 31 vertebres dorsales (IPH).

Description.-

(A) Parabasisphenoïde (Fig. 65: A,B).-

Il s'agit d'un os de taille moyenne (longueur totale mesurable= 9,3mm; largeur maximale= 5,2mm), de forme pentagonale, très allongé antérieurement et dont la portion correspondant au processus parasphenoïde est cassee dans son extremite anterieure.

En vue ventrale, la portion anterieure de la partie basisphenoïde de l'os est retreecie vers l'avant et fortement convexe dorsalement. Les processus suborbitaires sont bien developpes et rapproches du processus basipterygoïde correspondant, duquel ils sont separees par une profonde encoche; le processus basipterygoïde, bien que petit, est bien individualise. Derriere chaque processus, il existe une encoche modereement profonde qui constitue une partie du foramen pour le passage de la branche dorsale du constricteur interne du nerf trijumeau (sensu Szyndlar, 1988); ce foramen serait limite lateralement, comme cela est le cas pour la plupart des exemplaires de M. monspessulanus compares avec le fossile, par le pariatal (les exemplaires actuels de plus grande taille de cette espece, montrent un foramen completement entoure par le basisphenoïde). L'os atteint sa largeur maximale juste derriere cet encoche ou il existe, de chaque cote, un processus modereement large et arrondi dont la limite laterale depasse celle du processus basipterygoïde correspondant. Chez l'actuel M. monspessulanus, ce processus correspond a la zone de contact du basisphenoïde avec le pariatal et le prootique; je l'appelle ici processus

pariëto-prootique. La limite postérieure de l'os montre un processus medial bien développé.

La crête ptérygoïde est fortement développée, transversale; sa portion mésiale constituant une pointe dirigée postérieurement. La crête basisphénoïde est très basse et diffuse sauf dans sa portion la plus antérieure où elle atteint la crête ptérygoïde. La région postérieure à la crête ptérygoïde (=aire postptérygoïde, sensu Szyndlar, 1984) est convexe de chaque côté de la crête basisphénoïde. Les foramens communs postérieurs (=foramen postérieur du canal vidien plus foramen cérébral) sont bien présents, situés au centre de chacune des deux portions délimitées par la crête basisphénoïde et prolongés postéro-latéralement par un large sillon. Les foramens vidiens antérieurs sont petits, bien visibles en vue ventrale et situés en position modérément latérale.

En vue dorsale, la fosse pituitaire est profonde et plus longue que large, sa limite postérieure étant placée sur la ligne qui relie les processus pariëto-prootiques. Seuls les foramens correspondant au passage du nerf abducens (=oculo-moteur externe), deux de chaque côté, apparaissent en vue dorsale. Les processus trabéculaires sont bien développés et la crête frontale est haute, mince et avec un bord dorsal tranchant.

(E) Dentaire (Fig. 66, A1.-

Un seul dentaire gauche provenant d'une couche remaniée du gisement de la grotte du Lazaret est attribué à cette espèce. La portion postérieure de l'os est cassée et seul neuf positions dentaires sont visibles. Deux dents, la troisième et la cinquième, restent encore bien conservées. Elles sont subacrodontes, robustes, recourbées, avec une base modérément élargie, un apex pointu et dirigé postéro-médialement et sont fixées à la face dorsale de l'os dans des cavités peu profondes.

En vue linguale, le canal de Meckel, retreci vers l'avant, est ouvert jusqu'à la partie antérieure de la cinquième dent.

En vue dorsale, l'os présente une extrémité antérieure fortement incurvée médialement. En vue labiale, l'encoche pour l'angulaire s.l. se ferme entre la septième et la huitième position dentaire; le foramen mental, modérément élargi antérieurement, se situe entre la sixième et la cinquième dent.

(C) Articulaire s.l. (Fig. 66, E).-

L'os est allongé et convexe en vue labiale. Il se caractérise essentiellement par la présence d'une lame mediale très haute et fortement convexe dans sa partie dorsale. La lame laterale est basse et avec un bord dorsal rectiligne. Le processus retroarticulaire, incurvé médialement, est robuste, en pointe émoussée, relativement court et aplati latéro-médialement.

(D) Vertèbres dorsales (Fig. 65: C,D,E; 67).-

Il s'agit de vertèbres modérément allongées, avec une longueur du centrum comprise entre 2,5mm pour les vertèbres les plus petites et 7,4mm pour les plus grandes.

En vue dorsale, la neurépine est longue et dépasse antérieurement la base du zygosphène. L'étranglement interzygapophysaire est relativement marqué et plus profond dans les vertèbres de plus grande taille. Le bord antérieur du zygosphène est le plus souvent trilobé, avec deux lobes latéraux et un lobe central large. Dans les vertèbres de plus grande taille, les lobes latéraux sont moins prononcés et le lobe central est dédoublé par une petite encoche médiane.

Les pré- et les postzygapophysys sont subovales, plutôt petites et, médialement, se terminent en pointe. Les processus prézygapophysaires sont

longs et coniques. Les ailes neurales postérieures sont étroites et portent, le plus souvent, des épines épizygapophysaires bien développées.

Le centrum est plus ou moins allongé et étroit; la carene hémale est longue, haute, étroite, bien limitée latéralement, à bord ventral plus ou moins tranchant et postérieurement constitue un petit relief spatulé. Dans les vertèbres de plus grande taille, le bord ventral de la carene hémale est le plus souvent arrondi. Les sillons subcentraux manquent ou sont très peu développés. Les marges latérales du centrum (= "margos inferiores") sont bien définies et faiblement divergentes vers l'avant. Généralement, deux petits processus subcotylaires sont présents et les foramens subcentraux sont petits. Les foramens latéraux, bien développés, se logent dans de profondes dépressions. La neurépine est plus longue que haute, avec un bord antérieur droit ou légèrement incliné vers l'avant et un bord postérieur en surplomb. Le cotyle et le condyle sont circulaires et le plus souvent légèrement comprimés latéralement.

En vue antérieure, le bord supérieur du zygosphène est le plus souvent convexe et en vue postérieure, les bords postérieurs de l'arc neural sont plus ou moins droits ou légèrement convexes.

Discussion.-

Parmi les différents genres de Colubrinés actuellement présents en Europe centrale et occidentale (Coluber, Coronella, Elaphe, Macroprotodon et Malpolon), seul Malpolon, et plus précisément l'espèce M. monspessulanus, montre une morphologie qui correspond à celle des fossiles; c'est-à-dire: parabasisphénoïde pourvu d'une crête ptérygoïde fortement développée, transversale et avec une pointe mésiale dirigée vers l'arrière; processus suborbitaires rapprochés des processus basiptérygoïdes; encoche du nerf trijumeau profonde; processus pariéto-prootiques dépassant la limite latérale des processus basiptérygoïdes; surface de l'aire

postérieure à la crête ptérygoïde convexe de chaque côté de la crête basisphénoïde et processus trabéculaires développés; articulaire s.l. portant une lame médiale haute et fortement convexe; dentaire muni de dents en nombre relativement réduit et modérément robustes; canal de Meckel fermé au niveau de la cinquième dent; vertèbres relativement allongées, portant une carene hémale longue, mince et à bord ventral généralement tranchant; ailes neurales postérieures courtes, plus ou moins planes ou légèrement convexes en vue postérieure et munies d'épines épizygapophysaires bien développées; processus prézygapophysaires longs et coniques; bord supérieur du zygosphène généralement convexe en vue antérieure et surface articulaire des zygapophysys petite, bien limitée médialement ou elles se terminent en pointe.

Chez Coluber, Coronella et Elaphe, le parabasisphénoïde présente, entre autres caractères, une crête ptérygoïde dirigée vers l'avant (à l'exception de C. jugularis, Szyndlar, 1988), les processus trabéculaires sont peu développés, les processus suborbitaires bien séparés des processus basiptérygoïdes et l'aire postptérygoïde (sensu Szyndlar, 1984) est convexe en vue ventrale. Chez Macroprotodon, cet os a une morphologie nettement différente de celle du reste des Colubridés: l'os est plus ou moins rectangulaire, prolongé antérieurement par un long processus parasphénoïde et les processus suborbitaires et la crête ptérygoïde manquent.

Pour ce qui est de l'articulaire s.l., Coluber et, surtout Elaphe, ont une lame médiale plus basse, tandis que chez Coronella et Macroprotodon les différences morphologiques se situent au niveau de la lame latérale, généralement plus haute que dans le fossile et Malpolon.

Chez Coluber et Macroprotodon, le dentaire montre une fermeture du canal de Meckel plus postérieure, tandis que chez Elaphe et Coronella, la fermeture complète du canal de Meckel se réalise assez antérieurement comme chez Malpolon, mais ils en diffèrent par la présence d'une expansion

ventro-médiale du dentaire, sur la moitié antérieure de l'os, qui réduit le canal de Meckel à un sillon très étroit. Ce sillon n'existe pas chez Malpolon ni chez le fossile où le canal de Meckel est bien visible sur toute sa longueur. D'autre part, la morphologie et le nombre des dents, peuvent aussi constituer un éventuel critère de différenciation parmi les Colubrinés d'Europe occidentale. Ainsi, chez Coluber, Elaphe et Coronella, les dents sont généralement plus petites et nombreuses (au moins une exception est à signaler; chez E. scalaris, où la morphologie et le nombre des dents est assez proche de Malpolon, néanmoins, chez E. scalaris, les dents sont légèrement aplaties dans l'axe antéro-latéral/postéro-médial, tandis que chez Malpolon et les fossiles, cet aplatissement n'est pas observé). Chez Macroprotodon, le dentaire montre une dent, la sixième, plus développée et plus robuste que les autres et suivie d'un diastème.

Chez Coronella, les vertèbres sont plus petites et montrent un arc neural très surbaissé. Bien que morphologiquement semblable aux fossiles considérés, les vertèbres de Macroprotodon sont plus petites, le centrum ne dépasse pas 5mm de longueur (Szyndlar, 1984), les processus prézygapophysaires sont généralement moins longs et la carene hémale, bien que mince, est moins bien définie. Chez Elaphe et Coluber, les vertèbres, bien que de taille semblable à celle du fossile, sont généralement plus courtes et avec des bords postérieurs de l'arc neural plus convexes en vue postérieure (Szyndlar, 1988); leur carene hémale, à morphologie variable, n'est pas aussi mince et tranchante que chez les fossiles et Malpolon.

Chez l'espèce fossile M. mlynarskii, considérée comme un groupe frère de l'actuelle M. monspessulanus (Szyndlar, 1988), le parabasisphénoïde a une crête pterygoïde plus large et moins proéminente et le processus médial manque (Szyndlar, 1988, p. 690; fig. 2), tandis que les vertèbres de cette espèce, ne présentent pas de différences notables par rapport à nos vertèbres fossiles de plus grande taille. L'actuel M. moilensis (Szyndlar,

1988, p. 694; fig. 3), a une crête pterygoïde peu développée, un processus médial absent et les processus suborbitaires sont bien séparés des processus basiptyergoïdes. Scaglia (1988) suggère la possibilité d'enliser M. milienais du genre Malpolon.

Malpolon cf. M. monspessulanus.

1988, Malpolon cf. M. monspessulanus, Bailon et al., p. 5.

1989, Malpolon sp., Bailon (p.22-23; fig.6c-e).

Matériel et localités.-

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: cinq vertèbres dorsales (USTL).
- Seynes, Pliocène supérieur (MN16), Gard, France: six vertèbres dorsales (USTL).
- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN16), Hérault, France: deux vertèbres dorsales (USTL) et quatre vertèbres dorsales (Coll. Sabatier).
- Cova Bonica, Pliocène non déterminé, Catalogne, Espagne: huit vertèbres dorsales.
- Terra-Amata, Pléistocène moyen ancien, Alpes-Maritimes, France: une vingtaine de vertèbres (IPH).
- Font-Juvenal, couches du Néolithique moyen, Aude, France: une vertèbre dorsale (CASR).

Description et discussion.-

Les vertèbres montrent la morphologie caractéristique du genre: centrum modérément allongé et étroit avec des marges latérales modérément divergentes vers l'avant; carène hémale longue, haute, mince et à bord

ventral plus ou moins tranchant; limites postérieures de l'arc neural droites ou faiblement convexes en vue postérieure; processus prezygapophysaires longs et coniques; épine épizygapophysaire bien développée et bord antérieur du zygosphène plus ou moins convexe en vue antérieure.

Bien que la morphologie générale des vertèbres corresponde bien à celle de l'actuel M. monspessulanus, l'absence de pièces crâniennes a valeur systématique plus importante, tout comme la grande ressemblance existant entre ces vertèbres fossiles, celles de M. monspessulanus et l'espèce fossile M. mlynarskii (cette dernière très proche stratigraphiquement et géographiquement: Pliocène supérieur (MN 15) d'Espagne), rendent par avance douteuse toute attribution spécifique de ces vertèbres.

Conclusions.-

Le genre Malpolon est bien représenté dans la plupart des gisements du Pliocène moyen et supérieur étudiés et dans les gisements du Pléistocène moyen de Terra-Amata, du Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène de la grotte du Lazaret et dans les couches du Néolithique moyen de Font-Juvenal. La présence de Malpolon dans le gisement du Lazaret semble se restreindre aux niveaux les plus supérieurs, à partir du sol nx 5 et surtout dans les niveaux remaniés (= subactuels).

La morphologie du parabasisphénoïde du gisement du Pliocène de Sète et celle des articulaires s.l. et du dentaire du gisement de la grotte du Lazaret, et en moindre mesure celle des vertèbres, montre que l'espèce représentée dans ces deux gisements est bien M. monspessulanus. Il s'agit des premières mentions de l'espèce à l'état fossile, tandis que le genre est aussi connu dans le Pliocène moyen de Layna en Espagne (M. mlynarskii, Szyndlar, 1988), le Pliocène du Roussillon (C. laurenti, Deperet, 1890,

avec une morphologie des vertèbres similaire à celle de M. monspessulanus, Rage, 1984a), et dans le Pliocène de Balaruc II en France (Malpolon sp., Bailon, 1989), et de Tourkobounia I en Grèce (cf. Malpolon, Scymdar, sous presse), dans le Pléistocène moyen ancien (Malpolon cf. M. monspessulanus, Bailon et al., 1988) et dans les couches paleochrétiennes de la grotte de l'Hortus (Malpolon sp., Rage, 1972c), tous les deux en France. La morphologie du parabasisphénoïde montre que M. miynarskii est bien différente du fossile de Sète et de l'actuel M. monspessulanus. Malpolon était donc, bien représenté au moins depuis le Pliocène en Europe occidentale.

Dans les gisements Pliocènes de Seynes, Balaruc II, îles Medas et de Cova Bonica et pléistocènes de Terra-Amata et de Font-Juvenal, bien que la morphologie des vertèbres (les seuls éléments représentés) corresponde bien à celle de l'actuelle M. monspessulanus, l'attribution à cette espèce reste toujours douteuse. J'attribue donc ce matériel à Malpolon cf. M. monspessulanus.

M. monspessulanus, avec une distribution actuelle, à peu près uniforme sur le pourtour du bassin méditerranéen, est connue par deux sous-espèces: M. m. monspessulanus présente en Afrique du nord, la péninsule ibérique, le sud-est de la France et l'ouest de la Ligurie, ainsi que dans les îles d'Hyères, et M. m. insignitus, répartie en Afrique du nord à partir des Hauts Plateaux du Maroc vers l'est, en Asie Mineure, en Europe, de Bakou au delta de la Volga, dans les régions méditerranéennes au sud de la "ligne" Bourgas-Skopljé-Trieste, ainssi que, isolée à Vallarse au Trentino, et dans la plupart des îles près du continent de la Grèce, de la Yougoslavie et de la Tunisie, à Chypre et à Langedusa (De Haan, 1990, in Atlas SHF). Il s'agit de serpents ubiquistes qu'on trouve dans presque la totalité des milieux méditerranéens, surtout dans les maquis broussaillieux et dans les terrains arides mais rarement dans les paysages forestiers.

Genre Coronella Laurenti, 1768.

En Europe, le genre Coronella n'est représenté que par deux espèces, C. austriaca et C. girondica, dont la taille ne dépasse que très rarement 70cm de longueur. C. austriaca se trouve dans une très grande partie de l'Europe, où elle atteint, vers le Nord, la Norvège et la Suède, vers le Sud, la Grèce, l'Italie et le nord de la péninsule ibérique, et vers l'Est le Caucase; elle est aussi présente en Asie Mineure. En revanche, C. girondica montre une distribution plus restreinte et limitée à la péninsule ibérique, le sud de la France, l'Italie et l'Afrique du nord-ouest.

Le genre n'est mentionné à l'état fossile qu'à partir du Pliocène: C. austriaca dans le Pliocène supérieur (MN 16) de Moldavie en URSS (Redkozubov, 1987 in Szyndlar, sous-presse); le Pléistocène inférieur (C. austriaca) de Zalesiaki A et B, Kadzielnia, Kamyk et Kielnini en Pologne (Szyndlar, 1984) et de Montoussé 5 en France (Coronella sp., Clot et al., 1976a et b), le Pléistocène moyen ancien de la Fage (Coronella sp., Rage, 1972a), et de Terra-Amata (Coronella cf. C. austriaca, Bailon et al., 1988), le Pléistocène moyen de Kozi Grzbiet en Pologne (C. austriaca, Mlynarski, 1977; Szyndlar, 1984), de Aridos 1 en Espagne (C. cf. girondica, Sanchiz et Sanz, 1980) et de Tourkobounia 2 en Grèce (Coronella sp., Szyndlar, sous-presse); dans le Pléistocène moyen/supérieur de Breitenberghohle (C. austriaca, Brunner, 1957), dont l'attribution à Coronella est considérée comme douteuse par Mlynarski (1961), et de Pisede (Peters, 1977), tous deux en Allemagne; dans le Pléistocène moyen de la Grotte du Lazaret en France (C. girondica, Bailon et al., 1988) et dans le Pléistocène supérieur de Niedostepna en Pologne (C. austriaca, Szyndlar, 1984), de Brasso en Hongrie (C. austriaca, Bolkay, 1913), des îles Britanniques (C. austriaca, Holman, 1985), de Darro (C. girondica, Bailon, 1986), d'Atapuerca (Coronelle sp.,

Sanchiz, 1987) et de la Cueva de la Paloma (Coronella sp., Sanchiz, 1980), tous les trois en Espagne, et aussi en Allemagne (Coronella sp., Markert, 1975), en Bulgarie (Coronella sp., Mlynarski, 1982) et dans l'Holocène de Grèce (cf. Coronella, Szyndlar, sous-presse). Les vertèbres attribuées à cf. Coronella par Jaen et Sanchiz (1985) dans le Pliocène moyen/supérieur de Layna en Espagne, sont considérées par Szyndlar (1988) comme plus proches au genre Macroprotodon.

Matériel et localités.-

Coronella cf. C. austriaca:

- Montoussé 5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France: une centaine de vertèbres dorsales (Coll. Clot).
- Terra-Amata, Pléistocène moyen ancien, Alpes-Maritimes, France: quatre vertèbres dorsales (IPH).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen/Holocène, Alpes-Maritimes, France: 25 vertèbres dorsales (IPH).
- La Combe-Grenal, Pléistocène supérieur (Riss III-Wurm II), Dordogne, France: deux vertèbres dorsales.
- Baume Claire/Baume Sourde, Néolithique moyen (Chasseen), Drôme, France: trois vertèbres dorsales (CAPV).

Coronella cf. C. girondica.-

- Seynes, Pliocène supérieur (MN 16), Gard, France: deux vertèbres dorsales (USTL).
- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: quatre vertèbres dorsales (USTL).
- Balaruc VII, probablement du Pléistocène inférieur, Hérault, France: neuf vertèbres dorsales (USTL).

- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen/Holocène, Alpes-Maritimes, France: un dentaire et 15 vertèbres dorsales (IFH).
- Siñana del Zamborino, Pléistocène supérieur, Grenade, Espagne; trois vertèbres dorsales (PCA).

Description et discussion.-

(A) Dentaire.-

Le dentaire, dont l'extrémité postérieure est cassée, est de petite taille (environ 5mm de longueur totale). En vue médiale, le canal de Meckel n'est fermé antérieurement qu'à partir de la cinquième position dentaire. En vue labiale, le foramen mental, large, se situe à mi-hauteur, entre la septième et la huitième position dentaire. L'encoche de l'articulaire s.l. débute, vers l'arrière de l'os, à partir de la neuvième position dentaire. Foramen mental et encoche de l'articulaire s.l., sont donc assez rapprochés l'un de l'autre. Douze positions dentaires sont présentes; les dents sont modérément développées et isodontes.

Parmi les Colubridés d'Europe occidentale comparés, Coluber, E. longissima, Natrix et Malpolon, ont des dentaires plus allongés et la distance existant entre le foramen mental et l'extrémité antérieure de l'encoche articulaire est plus grande que sur le fossile. Chez Macroprotodon, la sixième dent, suivie d'un diastème, est toujours plus développée que les autres. Chez E. scalaris, la morphologie du dentaire est assez semblable, néanmoins, cette dernière espèce diffère du fossile par la présence d'une extrémité antérieure moins robuste; le processus articulaire constitue une lame mince, tandis que dans le fossile il est plus robuste, et le canal de Meckel constitue, vers l'avant, un étroit sillon plus long que chez le fossile. Chez C. austriaca, l'os est légèrement plus robuste, le canal de Meckel est réduit à un étroit sillon antérieur par la présence d'une expansion ventro-médiale du dentaire et le processus angulaire, bien

que modérément robuste comme c'est le cas du fossile, est bifurque et non simple comme chez ce dernier et chez C. girondica ou l'ensemble de caracteres correspond bien avec celui du fossile. Ce dentaire fossile est donc attribué à C. girondica.

(B) Vertèbres (Fig. 68).-

Chez Coronella, les vertèbres dorsales montrent une morphologie assez caractéristique: vertèbres de petite taille, dont la longueur du centrum ne dépasse pas 5mm; arc neural très aplati dorso-ventralement; centrum convexe en coupe transversale, avec des marges laterales diffuses; carene hemale très aplatie, large et avec des bords lateraux generalement diffus; condyle et cotyle petits et circulaires.

Chez C. girondica, les processus prezygapophysaires sont minces et les diapophyses et les parapophyses montrent un developpement semblable, tandis que chez C. austriaca, les processus prezygapophysaires sont plus larges et les parapophyses sont plus developpees que les diapophyses (Szyndlar, 1984).

Coronella sp.

Matériel et localités.-

- Mas Rambault, Pléistocène ancien, Hérault, France: cinq vertèbres dorsales (USTL).
- Montoussé 3, Pléistocène moyen, Hautes Pyrénées, France: deux vertèbres dorsales (Coll. Clot).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen/Holocène, Alpes-Maritimes, France: une dizaine de vertèbres dorsales (IPH).

- Chateauneuf-du-Rhône: La Roberte, Néolithique moyen (Chasseen), Drôme, France: trois vertèbres dorsales (CAPV).

La morphologie des vertèbres correspond bien à celle déjà décrite dans le chapitre précédent. Cependant, l'état de conservation de ces vertèbres, très détériorées, ne permet pas une attribution spécifique.

cf. Coronella

Matériel et localité.-

- Pierres-Blanches, Pléistocène indéterminé, Hérault, France: un supraoccipital (USTL).

Description et discussion.-

L'os est de petite taille, deux fois plus large que long (Largeur= 3mm; longueur= 1,5mm), avec des aires supraoccipitales convexes et qui montrent un développement semblable à celui des ailes postérieures. Les crêtes occipitale et sagittale sont très peu développées. La morphologie générale de l'os correspond bien à celle que présentent les genres Coronella et Vipera. Néanmoins, chez Vipera, la portion la plus antérieure de l'os se prolonge sous le pariétal, tandis que chez Coronella, tout comme dans le fossile, cette projection antérieure manque. Cependant, et au moins chez C. austriaca (le supraoccipital de C. girondica n'a pas pu être observé) les crêtes occipitale et sagittale sont plus développées, et seul un exemplaire de comparaison attribué à Coronella sp., montre un développement des crêtes semblable à celui du fossile.

Considérations biogéographiques et aspects écologiques.-

Le genre Coronella, n'est connu à l'état fossile qu'à partir du Pliocène supérieur, où il présentait déjà une large distribution en Europe. Ainsi, il est présent en URSS (C. austriaca, Pliocène supérieur (MN 16) de Moldavie, Szyndlar, sous-presse) et dans le Pliocène supérieur (MN 16) de Seynes en France et des îles Medas en Espagne (Coronella cf. C. girondica, ce travail). A cette époque, ces deux espèces semblaient présenter une distribution plus ou moins disjointe: C. austriaca dans le Nord-est de l'Europe et C. girondica au Sud-ouest; puis au Pléistocène, et avec les périodes de refroidissement successives, l'aire de C. austriaca a dû se déplacer très rapidement vers le sud-ouest et atteindre, au moins au Pléistocène inférieur, le sud de la France, où elle rejoint C. girondica.

Ces deux espèces fréquentent les endroits ensoleillés et secs, C. girondica étant une espèce plus thermophile que C. austriaca, bien que non strictement inféodée à l'aire climatique méditerranéenne. Dans les régions où les aires de distribution de ces deux espèces se superposent, C. austriaca est reléguée aux zones de hautes montagnes et sur les causses les plus hauts et les plus froids (Genies et Cheylan, 1987).

Genre Elaphe (Fitzinger, 1833)

Le genre Elaphe rassemble des Colubridés largement représentés en Amérique du Nord, en Europe et en Asie. En Europe, six espèces sont actuellement présentes: E. dione, présente en Ukraine et dans la Transcaucasie (URSS) et aussi en Asie jusqu'en Corée; E. hohenackeri présente dans le Caucase, en Turquie et en Iran; E. longissima, que l'on trouve en Europe du sud, en Europe centrale et dans le sud et l'ouest de l'Asie (nord-est de l'Espagne, France, Allemagne, Autriche, Tchécoslovaquie, Pologne, Hongrie, Italie, les Balkans, Transcaucasie, et en Asie Mineure); E. quatuorlineata qui habite dans le sud-est de l'Europe, au nord jusqu'à l'Istrie et au sud-est de l'URSS, dans des nombreuses îles de la mer Egée, dans le centre et le sud de l'Italie ainsi que la Sicile et dans le sud-ouest de l'Asie; E. scalaris, présente dans la péninsule ibérique, Minorque, sur la région méditerranéenne de la France et dans les îles Hyères; et E. situla qui occupe le sud de l'Italie, la Sicile, Malte, les Balkans, les îles Sporades, les Cyclades, la Crète et la Crimée, le Caucase et l'Asie Mineure (Arnold et Burton, 1978; Matz et Weber, 1983).

Les espèces européennes du genre Elaphe présentent l'ensemble de caractères suivant: (1) maxillaire élané, avec un processus préfrontal plus étroit que le processus ectoptérygoïde et une encoche postéro-dorsale ouverte postérieurement; (2) frontal robuste, à crête latérale développée, processus préfrontaux élargis et non reliés par une crête latérale et processus préfrontal externe généralement plus long que l'interne; (3) pariétal à bord antérieur concave et branches postérieures de la crête pariétale largement en contact entre elles; (4) aire supraoccipitale du supraoccipital plus développée que l'aire postérieure et crêtes sagittale et supraoccipitale bien développées; (5) incisive otique du prootique petite

et profonde et pont osseux des foramens prootiques robuste et élargi postéro-ventralement; (6) processus vomerien du palatin plus long que large et muni d'un processus choanal bien développé; (7) branche externe de l'ectoptérygoïde large et carrée, branche interne petite; (8) crête ptérygoïde du parabasisphénoïde fortement inclinée vers l'avant; (11) crête basioccipital du basioccipital réduite à sa portion médiane; (12) carré robuste avec une crête dorsale légèrement plus large que la trochlea quadrati et (13) vertèbres généralement robustes et courtes et avec des ailes neurales postérieures larges et crête interzygapophysaire développée.

Le plus ancien représentant du genre date du Miocène moyen d'Amérique du Nord (E. nebraskensis, Holman, 1964).

Elaphe longissima (Laurenti, 1768).

Matériel et localité.-

- Terra-Amata, Pléistocène moyen ancien, Alpes-Maritimes, France: un parabasisphénoïde et quelques vertèbres dorsales (IPH).

Description et discussion.-

(A) Parabasisphénoïde (Fig 69, A).-

Cet élément osseux montre un processus parasphénoïde cassé au niveau des processus suborbitaires, néanmoins, et en vue ventrale, la portion conservée du processus parasphénoïde porte un sillon longitudinal médian, bien limité par deux bourrelets. Le processus basiptérygoïde est lamelleux, large et modérément développé. La crête ptérygoïde, bien que basse, est bien individualisée et inclinée antérieurement. Postéro-latéralement, elle atteint le processus basiptérygoïde correspondant. La crête basisphénoïde (= crête sagittale) est très peu marquée. Les foramens vidieus antérieures se situent, de chaque côté, sous la crête ptérygoïde et pourtant, ils ne

sont pas visibles en vue ventrale, tandis que les foramens vidiens postérieures s'ouvrent près du bord postéro-latéral de l'os.

Seul le développement des processus basiptérygoïdes, plus lamelleux et élargis antero-postérieurement, différencient le fossile des exemplaires actuels de E. longissima comparés.

(E) Vertèbres (Fig. 69: B,C).-

Les vertèbres montrent un ensemble de caractères qui correspond bien à celui du genre Elaphe: vertèbres relativement courtes, à crêtes interzygapophysaires développées, à ailes neurales postérieures larges et à surfaces articulaires des zygapophyses bien développées (Bailon, 1986). La carene hémale est basse, à bord ventral arrondi et spatulée postérieurement. Les processus prézygapophysaires sont larges à leur base et relativement courts. Ce dernier caractère rapproche ces vertèbres de l'actuelle E. longissima.

Elaphe cf. E. longissima

- 1984, Coluber sp.: couleuvre indéterminée, Rage in Clot, p. 47.
- 1989, Elaphe cf. E. longissima, Bailon, p. 21-22, fig. 6a-b.

Matériel et localités.-

- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: une vertèbre dorsale (USTL).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: trois vertèbres dorsales (IPH).

- Grotte du bois du Cantet, Espèche, Pléistocène supérieur, Hautes-Pyrénées, France: une vertèbre dorsale (Coll. Clot).
- Baume Claire/Baume Sourde, Néolithique moyen (Chasseen), Drôme, France: une vertèbre dorsale (CAPV).

Description et discussion.-

Les vertèbres sont de taille moyenne, légèrement plus longues que larges et modérément robustes. La morphologie de la carène hémale, pas très large, le plus souvent mince, à bord ventral arrondi en coupe transversale et plus ou moins spatulée postérieurement, tout comme celle des processus presygapophysaires, courts et à base élargie, rapprochent plus ces vertèbres de E. longissima que d'aucune autre espèce du genre (Scyndlar, 1984, Holman et al., 1990).

Elaphe aff. E. longissima

- 1976b, Elaphe sp., Clot et al., p. 513.

Matériel et localité.-

- Montoussé - 5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France: un parabasisphénoïde, un fragment de carre et une soixantaine de vertèbres dorsales (Coll. Clot).

Description et discussion-

(A) Parabasisphénoïde (Fig. 70,A).-

Le fragment d'os conservé, est aussi long que large et présente un aspect pentagonal avec son processus parasphénoïde partiellement cassé.

En vue ventrale, les processus suborbitaires, assez détériorés, sont bien séparés des processus basiptérygoïdes. La crête ptérygoïde est sigmoïde, bien développée et fortement inclinée vers l'avant; postéro-latéralement, cette crête atteint l'extrémité latérale du processus basiptérygoïde, lequel est bien développé et individualisé de chaque côté de l'os. Postérieurement à chaque processus basiptérygoïde, une encoche profonde permet le passage de la branche dorsale du constricteur interne du nerf trijumeau. La crête basisphénoïde, sagittale, est bien développée, a rebord ventral tranchant, et longue; postérieurement, elle atteint la limite postérieure de l'os. Les foramens vidiens antérieures ne sont pas visibles; ils sont profondément logés sous la crête ptérygoïde, tandis que les foramens communs (= foramen vidian postérieur + foramen cérébral), apparaissent bien et se situent sur le bord postéro-latéral de l'os. La limite postérieure de l'os, plus ou moins droite, présente un processus postérieur très réduit.

En vue dorsale, et de chaque côté de l'os, le foramen du nerf sympathétique (sensu, Szyndlar, 1984; il s'agit très probablement du foramen qui reçoit la branche dorsale du constricteur interne du trijumeau) et le foramen antérieur du nerf abducens, sont très proches l'un de l'autre et reliés au bord latéral de l'os par un profond sillon. La surface de contact avec le pariétal, au niveau des processus basiptérygoïdes est fortement développée.

Chez les "Colubrinés" européens, la présence d'une crête ptérygoïdienne fortement inclinée vers l'avant et qui s'étend sous l'extrémité latérale du processus basiptérygoïde, caractérisent le genre Elaphe (parmi les autres Colubridés européens, seul C. viridiflavus présente le deuxième caractère, Bachmayer et Szyndlar, 1987).

Parmi les différentes espèces d'Elaphe fossiles et actuelles qui ont été comparées (E. kohfidischi du Miocène supérieur (MN 11) d'Autriche

(Bachmayer et Szyndlar, 1987, p. 26-28, fig. 1:1-3), E. algorensis du Miocene superieur (MN 13) d'Espagne (Szyndlar, 1985, p. 448-453, fig. 2:1-3), E. longissima, E. quatuorlineata, E. situla et E. scalaris; seule l'actuelle E. longissima presente des forams communs situes aussi lateralement que chez le fossile. Neanmoins, quelques differences sont a signaler. Chez l'espece actuelle, la crete pterygoide est generalement moins prononcee, les processus basipterygoïdes sont plus reduits et la crete basisphenoïde est tres reduite ou absente. Pour ce dernier caractere, le fossile de Mintrusse-5 se rapproche de E. algorensis du Miocene superieur espagnol ou la crete basisphenoïde est aussi proeminante et bien developpee (Szyndlar, 1985).

(B) Carré (Fig. 70,B).-

Seule la partie inferieure d'un carre gauche est conservee. La morphologie generale du fragment, tout comme sa robustesse, le rapprochent plus d'Elaphe que d'aucun autre Colubride europeen. Cependant, il differe de celui des especes actuelles comparees (E. longissima, E. quatuorlineata et E. scalaris) par la position du processus stapedia, plus ventral chez le fossile, par la presence d'une crete anterieure sur la "trochlea quadrati" plus developpee (sauf chez E. quatuorlineata, ou cette crete montre un developpement semblable), et pour sa plus grande surface articulaire de la "trochlea quadrati" avec l'articulaire s.l..

(C) Vertebres (Fig. 70: C,D,E,F,G).-

Ces vertebres, d'aspect robuste, appartiennent a un serpent de taille moyenne, ou les valeurs de la longueur du centrum oscillent entre 4,28mm et 6,22mm. Elles sont en general, tres legerement plus longues que larges, avec une relation LC/LM variant entre 0,94 et 1,15, avec une moyenne de

1,05 (LC= longueur du centrum; LM= largeur minimale de l'arc neural mesurée dans l'étranglement interzygapophysaire).

En vue dorsale, le zygosphène est large, avec des bords latéraux convexes et un bord antérieur le plus souvent droit ou plus rarement concave ou légèrement trilobé, avec un lobe central peu saillant et large. Les surfaces articulaires des prézygapophysies sont fortement développées et subovales et les ailes neurales postérieures sont larges. Compte tenu de ces deux derniers caractères, l'étranglement interzygapophysaire est court. Les processus prézygapophysaires, sauf dans une seule vertèbre, où ils apparaissent relativement longs, sont coniques et assez courts. Les limites postérieures de l'arc neural sont droites et il existe une encoche médiane profonde. Les épines épizygapophysaires peuvent manquer.

En vue ventrale, le centrum est court, triangulaire, à surface ventrale plate ou légèrement convexe et avec des bord latéraux bien marqués. La carène hémale montre une morphologie variable; le plus souvent elle est haute, bien limitée latéralement, légèrement spatulée postérieurement et à bord ventral arrondi ou plat en coupe transversale (des carenes hémales avec un rebord ventral plat ne se rencontrent que très rarement chez Elaphe, Szyndlar, 1984). Les sillons subcentraux se réduisent à leur portion antérieure. Antérieurement, deux petits tubercules osseux (= tubercules subcotylaires) apparaissent à la base du cotyle (ce type de structure est généralement présent chez les "Natricinés", mais très rarement chez les "Colubrinés", Szyndlar, sous-presse). Les processus prézygapophysaires sont courts, à base élargie et aplatis dans le sens antéro-dorsal/postéro-ventral. La surface articulaire des postzygapophysies est grande et subcarrée.

En vue latérale, la neurepine légèrement plus longue que haute, montre un bord dorsal droit, une limite antérieure verticale ou légèrement inclinée vers l'avant, et une limite postérieure en surplomb. La crête

interzygapophysaire (= "margo lateralis") est fortement marquée et les foramens latéraux, un de chaque côté de la vertèbre, se logent dans une profonde dépression circulaire. Les marges ventrales (= "margo inferior") sont longues. Tout comme la carène hémale, les synapophyses montrent une morphologie variable; ainsi, on trouve des synapophyses avec une diapophyse deux fois moins large que la parapophyse, et des diapophyses de taille semblable à celle des parapophyses. Quelques vertèbres présentent une ébauche de processus parapophysaire et sur une d'entre elles seulement, ce processus est plus ou moins développé, en pointe émoussée et dirigée antérieurement.

En vue antérieure, le bord supérieur du zygosphène paraît modérément robuste, droit ou faiblement convexe. Le condyle, moins large que le zygosphène, est circulaire et petit. Sur les vertèbres qui occupent une position plus postérieure, un sillon se forme entre les tubercules subcotylaires et les parapophyses. Les processus prézygapophysaires sont courts et robustes et les surfaces articulaires des prézygapophyses s'inclinent légèrement vers le haut.

En vue postérieure, l'arc neural est modérément voûté, le zygantrum profond et le condyle petit et circulaire.

L'allure générale des vertèbres, relativement courtes et robustes, correspond bien à celle que l'on trouve chez les représentants actuels d'Elaphe. Chez Coluber, les vertèbres sont plus graciles et plus allongées, tandis que chez Malpolon, les limites postérieures de l'arc neural sont plus ou moins droites en vue postérieure et non convexes comme cela est le cas du fossile, les surfaces articulaires des zygapophyses sont plus réduites et le centrum est plus allongé et porte une carène hémale mince à bord ventral généralement tranchant.

Seul Elaphe montre donc un ensemble de caractères qui correspond à celui du fossile de Montoussé-5. Parmi les représentants fossiles et

actuels du genre Elaphe comparés, la morphologie générale des vertèbres, très courtes, presque aussi larges que longues ($LC/LM = 1,09$) et robustes, le rapprochent plus de l'espèce actuelle E. scalaris que d'aucune autre. Chez cette dernière espèce, le rapport LC/LM est aussi très proche de 1 ($LC/LM = 1,01$). Par contre, chez E. longissima le rapport LC/LM varie entre 1,15 et 1,23 (Szyndlar, 1984), chez E. paralongissima du Pliocène supérieur (MN 16) de Pologne, le rapport est égal à 1,15 (Szyndlar, 1984), chez E. kohfidischi du Miocène supérieur d'Autriche il est de 1,29 (Bachmayer et Szyndlar, 1987) alors que chez E. quatuorlineata, il varie entre 1,15 et 1,28 (obs. pers.). Chez E. longissima, E. paralongissima, E. kohfidischi et E. quatuorlineata, le rapport LC/LM présente donc des valeurs plus grandes que chez le fossile, tandis que chez E. scalaris, bien que légèrement inférieur, ce rapport est assez proche de celui que présente le fossile.

A taille semblable, les vertèbres d'E. scalaris diffèrent de celles du fossile par leur morphologie du processus prézygapophysaire, plus rétréci à sa base, plus long et plus pointu; la carène hémale est moins développée, à bord ventral arrondi et non plat comme chez le fossile; enfin, chez E. scalaris, le bord antérieur du zygosphène est, en vue dorsale, trilobé et les tubercules subcotylaires manquent.

E. paralongissima du Pliocène supérieur de Pologne, très proche de l'actuelle E. longissima, présente les caractères suivants: (1) carène hémale proéminente, fortement aplatie et munie d'une paire de tubercules subcotylaires; (2) crêtes interzygapophysaires fortement développées; (3) processus prézygapophysaires bien développés et aplatis; (4) zygosphène à bord antérieur droit ou concave; et (5) parapophyses deux fois plus larges que les diapophyses (Szyndlar, 1984). Sauf pour le troisième caractère (processus prézygapophysaires bien développés), cet ensemble de caractères correspond bien à une partie des nos vertèbres fossiles, tandis qu'une autre partie, diffère dans la morphologie de la carène hémale, non plate,

sinon à bord ventral arrondi, celle des synapophyses, avec un développement des dia- et parapophyses semblable, et celle du zygosphène, avec un lobe central plus ou moins développé. Dans ces dernières vertèbres, et comme cela est le cas dans toutes les vertèbres attribuées à Elaphe dans le gisement, les processus prézygapophysaires sont larges et courts, comme chez l'actuelle E. longissima, ou parfois les parapophyses peuvent présenter aussi un plus fort développement que les diapophyses (obs. pers.). Cependant, chez cette dernière espèce, la carène hémale, bien que plus ou moins proéminente, est généralement plus mince, à bord ventral arrondi et très rarement plat, comme c'est le cas du fossile, les tubercules subcotylaires manquent, le bord antérieur du zygosphène est trilobe et le centrum est légèrement plus long. Par contre, chez E. aff. longissima du Pliocène supérieur de Pologne (Szyndlar, 1984, p. 97-102, fig. 38), la carène hémale est plate et les tubercules subcotylaires sont présents comme chez le fossile.

E. kobfildischi du Miocène supérieur d'Autriche (Bachmayer et Szyndlar, 1985, p. 61-64, fig. 1) montre un plus grand allongement vertébral, le zygosphène a un bord antérieur concave et les processus prézygapophysaires sont plus minces et plus longs. E. algorensis du Miocène supérieur d'Espagne (Szyndlar, 1985, p. 448-453, fig. 4), n'a pas de tubercules subcotylaires, son centrum est plus allongé, ses processus prézygapophysaires sont longs et étroits, ses dia- et parapophyses se distinguent peu l'une de l'autre et les ailes neurales postérieures sont plus étroites que dans le fossile. Enfin, E. quatuorlineata, présente des vertèbres plus allongées, avec une neurepine plus développée, une carène hémale mince et à bord ventral plus ou moins tranchant et des processus prézygapophysaires longs.

Conclusions.-

La présence d'un foramen vidien postérieur situé près du bord postero-latéral du parasphénoïde caractérise l'espèce actuelle E. longissima. Néanmoins, cet élément osseux diffère de celui de cette espèce, tout comme des autres espèces d'Elaphe, par le plus grand développement de ses processus basiptérygoïdes. D'autre part, une crête basisphénoïde longue et bien développée, est présente seulement chez l'espèce fossile E. algorensis.

Le carré, s'il présente bien une morphologie générale du type Elaphe, diffère de toutes les espèces comparées, sauf dans la morphologie de la crête antérieure sur la "trochlea quadrati" où il ressemble à E. quatorlineata.

Pour ce qui concerne les vertèbres, la robustesse de celles-ci, tout comme leurs proportions (vertèbres presque aussi larges que longues), rapprochent le fossile de l'actuelle E. scalaris. Cependant, la morphologie des processus prézygapophysaires, courts et robustes, celle de la carène hémale, plus haute et à bord ventral plat, des ailes neurales postérieures plus larges et la présence de tubercules subcotylaires, séparent le fossile de cette espèce et le rapprochent de E. aff. longissima du Pliocène de Pologne (Szyndlar, 1984).

Un certain nombre de vertèbres, montre un ensemble de caractères très proche de celui des vertèbres de l'espèce du Pliocène E. paralongissima (carène hémale plate et haute; tubercules subcotylaires présents; parapophysés deux fois plus larges que les diapophysés; bord antérieur du zygosphène droit ou concave; crêtes interzygapophysaires fortement développées) et en diffèrent seulement par la longueur du centrum, généralement plus long, et le développement des processus prézygapophysaires, plus longs et plus minces chez cette espèce fossile. Chez E. longissima, et bien qu'elle possède des vertèbres légèrement plus

longues que celles du fossile, le développement des processus prézygapophysaires et, avec une moindre fréquence celui de la carène hémale et des synapophyses, correspond bien à celui atteint par le fossile.

Il s'agit donc, d'un représentant du genre Elaphe, très probablement différent des espèces fossiles et actuelles connues en Europe, avec un parabasisphénoïde proche d'E. longissima, des vertèbres courtes comme chez l'actuelle E. scalaris et à morphologie proche des fossiles E. paralongissima et E. aff. longissima du Pliocène de Pologne et de l'actuelle E. longissima. En raison de cette incertitude, j'attribue le matériel fossile à Elaphe aff. E. longissima, cette dernière étant globalement l'espèce la plus proche.

Elaphe scalaris (Schinz, 1822).

Elaphe cf. E. scalaris

Matériel et localités.-

- Seynes, Pliocène supérieur (MN 16), Gard, France: une vertèbre dorsale (USTL).
- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Hérault, France: une soixantaine de vertèbres dorsales (Coll. Sabatier).
- Grotte du lazaret, couches rémaniées (subactuelles), Alpes-Maritimes, France: une cinquantaine de vertèbres dorsales (IPH).
- Saint-Paul-trois-Châteaux: Les Moulins, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: trois vertèbres dorsales (CAPV).

Description et discussion.-

Les vertèbres (Fig. 71) sont en général robustes, de petite taille, avec une longueur du centrum comprise entre 4 et 5mm, pratiquement aussi longues que larges, avec un rapport $LC/LM = 1,01$ (LC = longueur du centrum;

LM= largeur minimale de la vertèbre mesurée au niveau de l'étranglement interzygapophysaire). Le centrum est très court, triangulaire, légèrement convexe en coupe transversale et à bord latéraux quelque peu indistincts. La carene hémale est modérément développée, spatulée postérieurement, à bord ventral généralement arrondi et légèrement plus mince au niveau des foramens subcentraux. Les processus prézygapophysaires sont relativement longs et étroits à leur base. Le bord antérieur du zygosphène apparaît le plus souvent trilobé en vue dorsale, et les ailes neurales postérieures sont larges.

Parmi les différents représentants du genre Elaphe comparés, seul E. scalaris présente des vertèbres aussi courtes et robustes, avec des processus prézygapophysaires longs et étroits à leur base.

cf. Elaphe

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: cinq vertèbres dorsales (USTL).
- Mas Génégals, Pliocène moyen/supérieur (MN 15/16), Hérault, France: une vertèbre dorsale (USTL).
- Montoussé-3, Pléistocène moyen, Hautes-Pyrénées, France: une dizaine de vertèbres dorsales.

L'état de conservation des vertèbres, très détériorées, ne permet pas une attribution précise. Néanmoins, leur morphologie générale, légèrement plus longue que large, assez robuste, les crêtes interzygapophysaires bien développées et les ailes neurales postérieures plus ou moins élargies, les rapprochent plus du genre Elaphe que d'aucun autre Colubridé européen.

Le genre Elaphe dans les gisements européens

Le plus ancien représentant européen du genre Elaphe provient du Miocène supérieur de Gritsev en Ukraine (Elaphe encore non décrit, Szyndlar, sous-presse). Au Miocène, toutes les Elaphe décrites sont des espèces fossiles: E. kohfidischi du Miocène supérieur (MN 11) de Kohfidisch en Autriche (Bachmayer et Szyndlar, 1985 et 1987) et du Miocène supérieur (MN 12) de Cherevichnoie en Ukraine, URSS (cf. E. kohfidischi, Szyndlar, sous-presse); E. kormosi du Miocène supérieur (MN 13) de Polgardi en Hongrie (Bolkay, 1913); E. algorensis du Miocène supérieur (MN 13) d'Algora en Espagne (Szyndlar, 1985).

Au Pliocène, et mise à part l'espèce fossile E. paralongissima du Pliocène supérieur (MN 16) de Wéze II en Pologne (Szyndlar, 1984 et Szyndlar in Mlynarski et al., 1984), tous les fossiles attribués à Elaphe correspondent à des espèces actuelles: Elaphe cf. E. longissima du Pliocène moyen (MN 15) d'Etuliya et Dermendzhi, ainsi que du Pliocène supérieur (MN 16) de Nouzetanatory et Chismikioy, tous les quatre en Moldavie, URSS (Redkozubov, 1987 in Szyndlar, sous-presse) et de Balaruc II en France (Bailon, 1989); E. longissima et E. aff. longissima dans un grand nombre de gisements du Pliocène supérieur (MN 16) de Pologne (Szyndlar, 1981 et 1984); E. longissima dans le Pliocène supérieur de Beremend en Hongrie (Szunyoghy, 1932) et cf. E. quatuorlineata dans le Pliocène supérieur (MN 16) de Bad Deutsch Altenberg en Autriche et de Villany en Hongrie (Szyndlar, sous-presse).

Pendant le Pléistocène, nous trouvons E. longissima dans le Pléistocène inférieur de Betfia en Roumanie (Szunyoghy, 1932) et de Deutsch Altenburg 2 et 4 en Autriche (Rabeder, 1974); dans le Pléistocène moyen ancien de France (Elaphe cf. E. longissima, Bailon et al., 1988); le Pléistocène moyen d'Essex en Angleterre (Holman et al., 1990), de St.

Margarethen en Autriche (Rabeder, 1977), de Brasso en Roumanie (Szunyoghy, 1932) et Tourkobounia 2 et 5 en Grèce (Szyndlar, sous-pressé; dans le Pléistocène supérieur de Weimer Ehringsdorf et Taubach (Mlynarski et Ulrich, 1975), d'Everwanger Bühl (Markert, 1975) et de Pisese (Peters, 1977), tous quatre en Allemagne, et de Gerani 1 et Pili 5 en Grèce (Szyndlar, sous-pressé). E. scalaris est présente dans le Pléistocène moyen d'Aridos en Espagne (Sanchiz et Sanz, 1980). E. quatuorlineata dans le Pléistocène inférieur de Csarnota 4 en Hongrie (Szyndlar, sous-pressé; le Pléistocène moyen de Bad Deutsch Altenburg en Autriche (Rabeder, 1974), de Varbeshnitsa en Bulgarie et de Tourkobounia 1 et 5 en Grèce (Szyndlar, sous-pressé) et dans le Pléistocène supérieur de Stoilovo en Bulgarie (Szyndlar, sous-pressé) et de Yougoslavie (Paunovic, 1984). Elaphe cf. E. situla est mentionnée dans les gisements du Pléistocène moyen de Varbeshnitsa en Bulgarie et de Tourkobounia en Grèce et du Pléistocène supérieur de Bachokino en Bulgarie et de Gerani 1 et 4, Rethymnon et Pili 5 en Grèce (Szyndlar, sous-pressé). E. lobsingensis du Pléistocène supérieur d'Allemagne (Heller, 1960) est considérée comme un synonyme de E. longissima par Szyndlar (1984), tandis que Rage (1984a) considère la possibilité d'une espèce valable.

Dans la région considérée, c'est-à-dire, la France et la péninsule ibérique, Elaphe est mentionnée aussi dans le Pléistocène inférieur de Montoussé 5, Hautes-Pyrénées en France (Elaphe sp. Clot et al., 1976b) et attribuée dans le présent travail à Elaphe aff. E. longissima, dans le Pléistocène moyen/supérieur d'Atapuerca, Burgos (Elaphe sp., Sanchiz, 1987) et dans le Pléistocène supérieur de Darro, Granada (Elaphe sp., Bailon, 1986) tous deux en Espagne.

Quelques données d'ordre écologique et géographique

E. longissima et E. scalaris sont des espèces que l'on trouve actuellement dans la région considérée: E. longissima dans le nord-est de la péninsule ibérique et dans une très grande partie de la France; E. scalaris dans la majorité de la péninsule ibérique, le midi méditerranéen français et l'île de Minorque où elle est très vraisemblablement non indigène (Vigne et Alcover, 1985).

Des formes dont la morphologie vertébrale correspond à chacune de ces deux espèces, sont présentes, au moins dans le sud-est de la France, dans le Pliocène supérieur de Balaruc II (Elaphe cf. E. longissima et Elaphe cf. E. scalaris).

E. scalaris est une espèce typiquement méditerranéenne qui recherche les endroits relativement dégagés, secs et bien exposés et qui constitue un hôte caractéristique des garrigues et maquis de la région. Dans le sud de sa distribution actuelle, elle peut atteindre 2000m d'altitude (Pleguezuelos, 1986), tandis qu'en France, elle ne dépasse pas 700m (Ewald, in Atlas, 1990). Par contre, E. longissima est une espèce moins exigeante du point de vue climatique, on la trouve assez fréquemment dans les côtes rocheuses, les prairies, les bois et leurs lisières, avec un optimum écologique, au moins dans la région du sud-est de la France, qui se place plutôt dans les secteurs humides et forestiers de moyenne altitude (Geniez et Cheylan, 1987).

"Natricinés".

Introduction.-

Parmi les Colubridés, les "Natricinés" constituent un groupe non naturel de serpents caractérisé du point de vue paléontologique par sa morphologie vertébrale: chez les "Natricinés", les vertèbres dorsales antérieures (= cervicales) et postérieures (= vertèbres précaudales) portent des hypapophyses, à la différence de celles des "Colubrinés" où les hypapophyses ne sont présentes que sur les vertèbres dorsales antérieures. Le centrum est plus ou moins allongé, avec une surface ventrale non convexe transversalement; des sillons subcentraux généralement bien développés et bordés par des marges latérales nettes; l'hypapophyse a une limite ventrale sigmoïde en vue latérale; les processus parapophysaires sont courts; le condyle et le cotyle sont petits et l'arc neural est convexe en vue postérieure (Rage, 1977a; Szyndlar, 1984).

Seul les Viperidés et les Elapidés possèdent aussi des vertèbres dorsales postérieures munies d'hypapophyses. Néanmoins, chez les Viperidés, le centrum est généralement plus court; les marges latérales sont diffuses; l'hypapophyse, généralement plus longue, montre une limite ventrale droite; les processus parapophysaires sont plus ou moins longs; le condyle et le cotyle sont plus développés et l'arc neural est aplati dorso-ventralement. Chez les Elapidés du groupe Naja, les seuls Elapidés connus en Europe, les vertèbres sont de plus grande taille, plus courtes et robustes et la neurepine est plus basse que chez la plupart des "Natricinés" et, plus précisément, que chez Natrix, le seul genre qui semble être représenté dans les gisements étudiés.

Le plus ancien fossile attribué, en Europe, aux "Natricinés" semble provenir de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy, en France (Natrix

mlynarskii, Rage, 1988b). D'autres "Natricines" sont présents dans le Miocène inférieur (MN 4) de Dolnice, en Tchécoslovaquie: Palaeonatrix (= Dolniceophis, Rage et Rocek, 1983) lehmani (Szyndlar, 1987a) et Neonatrix nova (Szyndlar, 1987a), ce dernier genre connu aussi en Amérique du Nord (Holman, 1973 et 1979). Palaeonatrix et Neonatrix semblent disparaître à la fin du Miocène moyen (Rage, 1987).

Genre Natrix (Laurenti, 1768).

Le genre Natrix est représenté actuellement en Europe par quatre espèces: N. maura que l'on trouve dans le sud de l'Europe (péninsule ibérique; France, excepté le nord; sud-ouest de la Suisse; nord-ouest de l'Italie et dans les îles Baléares, Hyères et Sardaigne) et aussi dans le nord-ouest de l'Afrique; N. natrix, présente dans presque toute l'Europe où elle atteint 67° de latitude nord, dans le nord-ouest de l'Afrique et l'ouest de l'Asie; N. tessellata qui habite l'Europe centrale (Allemagne, Pologne, Tchécoslovaquie, Autriche et Suisse) et du sud (Italie, Balkans, Roumanie et le sud de la Russie) et dans l'ouest et le centre de l'Asie; N. megalocephala qui présente une aire de distribution restreinte au Caucase (Arnold et Burton, 1978; Matz et Weber, 1983; Orlov et Tuniyev, 1987).

Du point de vue ostéologique, Natrix diffère des genres fossiles Palaeonatrix et Neonatrix, dont seule la morphologie vertébrale est connue, par son hypapophyse, plus développée que chez Neonatrix où elle est très réduite (Holman, 1973; Szyndlar, 1987a) et de la neurépine, plus haute que chez Palaeonatrix. En plus, chez Palaeonatrix, l'hypapophyse se prolonge antérieurement en une carène proéminente et nettement plus marquée que chez Natrix (Szyndlar, 1987a).

Le genre est représenté en Europe depuis l'Oligocène des Phosphorites du Quercy (N. mlynarskii; Rage, 1988b) et le Miocène moyen (MN 6) de Sansan (N. sansaniensis; Rage, 1981), tous deux en France.

Natrix maura (Linné, 1758)

- 1977b, Coluber sp. et Natrix sp., Rage, p. 74 et 78, fig. 2a, b et c.

Matériel et localité.-

- Grotte de la Carrière, Pléistocène supérieur (Riss-Wurm), Hautes-Pyrénées, France: un neurocrâne (pariétal, supraoccipital, parabasisphénoïde, basioccipital, les deux prootiques et les deux exoccipitaux, tous en connexion) et deux vertèbres dorsales provenant des déblais de la partie nord de la Galerie Nord-Ouest (Coll. Clot).

Description et discussion.-

(1) Neurocrâne (Fig. 72.-

Le neurocrâne a été attribué à Coluber sp. par Rage (1977a).

(A) Pariétal.-

En vue dorsale, le pariétal présente un contour octogonal et est aussi large que long (longueur= 6,7mm; largeur= 6,4mm), avec des bords latéraux parallèles et un bord antérieur concave. La crête pariétale est sigmoïde et bien développée dans toute sa longueur; ses branches antérieures divergent vers l'avant, leur extrémité antérieure rejoignant, de chaque côté, le processus postorbitaire dorsal correspondant, et ses branches postérieures convergeant postérieurement sans se contacter, mais modérément rapprochées. Sur chacun des bords antéro-latéraux du pariétal, la zone de contact de cet

os avec le postorbitaire correspondant est marquée par une impression en V dont l'apex se dirige antéro-médialement. Un sillon creuse la zone sagittale du pariétal.

(B) Supraoccipital.-

L'os, plus large que long (longueur= 2,8mm; largeur= 4,2mm), a une forme pentagonale, sa pointe étant dirigée vers l'arrière. L'aire supraoccipitale montre, de chaque côté de la crête sagittale antérieure, une surface dorsale convexe et nettement plus développée que l'aire postérieure. La crête sagittale antérieure est simple dans sa portion la plus antérieure, puis elle se bifurque en deux branches divergeant postérieurement. L'aire postérieure est très réduite et la crête sagittale postérieure est pourtant, courte et robuste. La crête occipitale est fortement proéminente et reléguée à la portion postérieure de l'os. Le foramen supraoccipital apparaît nettement et se situe au centre de chaque portion de l'aire supraoccipitale.

(C) Prootique.-

Le prootique est un os nettement divisé en deux régions, dorsale et ventrale, formant un angle inférieur à 90° et séparées l'une de l'autre par une crête supraoccipitale fortement développée.

En vue latérale, l'os montre une forte incision postérieure (= "incisura oticalis", sensu Rabeder, 1977) qui délimite la moitié postérieure de la fenêtre ovale. L'orifice antérieur de la branche maxillaire du trijumeau (= "foramen nervi trigemini", sensu Rabeder, 1977; foramen prootique antérieur, sensu Szyndlar, 1984) est double du côté gauche, avec un orifice dorsal plus développé et un orifice ventral plus petit (passage de la branche dorsale du trijumeau pour le muscle constricteur interne, sensu Szyndlar, 1988). Du côté droit, le pont osseux

qui séparerait ces deux foramens, s'il était présent, manque et le foramen apparaît unique avec une petite échancrure ventrale qui correspond au foramen ventral du côté gauche. De chaque côté, un profond sillon antérieur prolonge le foramen ventral et pénètre, dans le neurocrâne, sous la pointe du processus basiptérygoïde du parabasisphénoïde dans la zone de contact du prootique avec le pariétal et le parabasisphénoïde. Le foramen prootique postérieur, plus développé que l'antérieur, est oval, simple du côté gauche et double du côté droit, avec un foramen dorsal plus développé et un foramen ventral plus petit (sortie du nerf facial?). Chaque foramen prootique postérieur est relié ventralement au foramen commun postérieur du parabasisphénoïde par un sillon dirigé antéro-postérieurement.

(D) Exoccipital.-

En vue latérale, la limite antérieure de cet os présente une forte encoche qui correspond à la moitié postérieure de la fenêtre ovale. La crête occipitale est bien développée. Les foramens pour les nerfs vague et hypoglosse apparaissent sur le côté gauche seulement ou ils se logent dans une fossette commune. Le foramen postoccipital est petit; la protubérance postoccipitale est faiblement marquée et le processus parotique, modérément robuste, se dirige postéro-dorsalement. Comme cela est le cas pour le prootique, la crête supraoccipitale est proéminente. En vue latérale gauche, l'operculum et le stapes sont présents.

En vue dorsale, la crête occipitale se prolonge sur le supraoccipital; la zone de contact entre les deux exoccipitaux est modérément longue (approximativement la moitié de la longueur totale de l'os) et le foramen postoccipital, petit, se situe au centre de la zone délimitée postérieurement et latéralement par les crêtes occipitale et supraoccipitale.

(E) Parabasisphénoïde.-

En vue ventrale, il s'agit d'un os de forme subtriangulaire, avec des processus basiptérygoïdes se terminant postéro-latéralement en pointe émoussée et qui occupent une position assez postérieure sur l'os. Chaque processus basiptérygoïde se prolonge antérieurement par une crête ptérygoïde concave latéralement et atteignant le processus suborbitaire. Ces deux crêtes ptérygoïdes occupent une position très latérale et sont bien séparées l'une de l'autre. Les processus suborbitaires sont modérément développés et nettement éloignés des processus basiptérygoïdes; le foramen commun antérieur (= foramen vidien antérieur), bien visible, occupe une position assez latérale et le foramen commun postérieur (= foramen vidien postérieur + foramen cérébral), plus développé que l'antérieur, se situe derrière la crête ptérygoïde. Ce dernier foramen se prolonge par un large sillon postéro-latéral qui rejoint le foramen prootique postérieur (voir ci-dessus). La crête basisphénoïde est très basse et s'élargit antérieurement. Un profond sillon sagittal creuse la portion antérieure du basisphénoïde et se prolonge sur le processus du parasphénoïde, lequel est partiellement cassé.

(F) Basioccipital.-

L'os est pentagonal avec une extrémité postérieure constituée par la partie basioccipitale du condyle occipital. La crête basioccipitale est trilobée, avec un lobe central (= processus basioccipital) en pointe orientée postérieurement et deux lobes latéraux arrondis et peu proéminents; latéralement, cette crête basioccipitale est à peine ébauchée. Les tubercules basioccipitaux sont ovales et peu développés; la crête médiale se réduit à sa portion la plus antérieure et le condyle basioccipital est petit.

Parmi les différents Colubridés actuellement présents en Europe occidentale, la présence d'un pariétal à contour octogonal et bord antérieur concave, avec une surface dorsale portant un sillon sagittal, les branches antérieures de la crête pariétale qui rejoignent le processus postorbitaire dorsal correspondant et des branches postérieures ne se rejoignant pas sagittalement; d'un parabasisphénoïde subtriangulaire, muni de processus basiptérygoïdes bien développés et situés assez postérieurement, d'une crête ptérygoïde fortement concave latéralement, d'une crête supraoccipitale du prootique bien développée dans toute sa longueur et d'un basioccipital avec des processus basioccipitaux réduits, constituent un ensemble de caractères qui caractérise aisément le genre Natrix.

Parmi les différentes espèces européennes de Natrix, N. natrix se distingue du fossile par ses branches postérieures de la crête pariétale plus séparées l'une de l'autre, une aire postérieure du supraoccipital plus développée, une crête sagittale antérieure absente ou large et courte, une zone de contact entre les deux exoccipitaux plus courte, une crête ptérygoïde du parabasisphénoïde généralement plus développée postérieurement et la région située entre les processus suborbitaires et l'extrémité antérieure de chacune des branches de la crête ptérygoïde concave et non convexe comme c'est le cas chez le fossile. Chez N. tessellata, le pariétal est plus allongé et possède une crête pariétale dont les branches postérieures convergent bien avant la limite postérieure, le supraoccipital est moins large et montre une crête sagittale antérieure simple et mince, le parabasisphénoïde n'a pas de sillon longitudinal sur le processus parasphénoïde, la crête ptérygoïde est plus proéminente et le foramen commun postérieur est partiellement caché par la crête ptérygoïde, tandis que chez N. megalocéphala, le pariétal a une crête pariétale avec des branches postérieures plus longues et séparées et le parabasisphénoïde

semble présenter des processus suborbitaires plus développés (Orlov et Tuniyev, 1987, p. 120, fig. a et b).

Chez N. maura, la morphologie du neurocrâne est pratiquement identique de celle du fossile, seules quelques légères différences peuvent être observées. Ainsi, chez l'actuel, le bord postérieur du pariétal, tout comme le bord antérieur du supraoccipital sont plus étroits et l'aire postérieure du supraoccipital est légèrement plus développée que chez le fossile. De plus, d'autres variations intraspécifiques méritent d'être signalées parmi les différents exemplaires de N. maura consultés: le supraoccipital peut présenter une crête sagittale simple et courte ou bien bifurquée, bien que généralement plus courte que chez le fossile, le prootique peut avoir deux foramens prootiques simples ou doubles suivant l'individu et même suivant le côté observé et le parabasisphénoïde a des foramens communs antérieur et postérieur simples ou doubles.

(1) Vertèbres.-

Les deux vertèbres provenant du gisement de la grotte de la Carrière ont déjà été décrites par Rage (1977a) et attribuées à Natrix sp.. La morphologie générale de ces vertèbres correspond bien au modèle Natrix précédemment signalé: centrum allongé, avec une surface ventrale non convexe transversalement et bordée par des marges latérales nettes; hypapophyses présentes (alors qu'il ne s'agit pas de vertèbres dorsales antérieures) et arc neural convexe en vue postérieure. Malheureusement l'état de conservation, assez mauvais, de ces vertèbres ne permet pas une reconnaissance spécifique précise et leur attribution à N. maura est fondée sur la présence dans le gisement du neurocrâne rapporté à cette espèce.

Natrix cf. N. maura

Matériel et localité.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: un frontal droit, un palatin gauche et trois vertèbres dorsales (USTL).

Description et discussion.-

(A) Frontal (Fig. 73: 1,2).-

L'os est de petite taille (longueur= 3,6mm) et correspond bien au modèle Natrix en raison de sa limite postérieure s'orientant antéro-latéralement et un processus préfrontal interne long (sensu Rabeder, 1977), (Nota: Szyndlar (1984), utilise le terme de processus prémaxillaire interne pour désigner ce processus; compte tenu du fait que ce processus ne contacte pas le prémaxillaire, mais le préfrontal, le terme processus préfrontal me semble plus correct). Chez Natrix, le processus préfrontal interne atteint ou dépasse, en vue dorsale, la limite latérale du processus préfrontal externe, tandis que chez les autres Colubridés, au moins ceux d'Europe occidentale, le processus préfrontal est plus court que le processus préfrontal externe. De plus, la limite postérieure de l'os est généralement transversale ou avec une orientation moins accusée, à l'exception du genre Elaphe où l'orientation est semblable à celle du fossile et à celle de Natrix.

En vue dorsale, le processus préfrontal externe occupe une position assez antérieure et constitue une pointe latérale émoussée. Le processus préfrontal interne, légèrement plus long que l'antérieur forme aussi une pointe émoussée, mais dirigée antéro-latéralement et reliée au bord antéro-dorsal de l'os par une crête plus ou moins tranchante. Le bord antérieur de l'os s'oriente faiblement postéro-latéralement et le bord postérieur montre une orientation plus forte et dans le sens antero-latéral.

En vue antérieure, les processus préfrontaux interne et externe, constituent deux lames à rebord antérieur tranchant et séparées l'une de l'autre par une forte dépression en V (à pointe dirigée médialement) correspondant à l'insertion du préfrontal sur le frontal. Le processus septomaxillaire (sensu Szyndlar, 1984; = processus nasal, sensu Rabeder, 1977), est relativement petit et légèrement bilobé.

En vue ventrale, le crête trabéculaire, longue et bien développée, parcourt médialement l'os.

Parmi les espèces actuelles, N. tessellata présente des frontaux plus allongés et plus minces, avec un bord antérieur plus convexe et un processus préfrontal externe dirigé plus postérieurement que dans le fossile. N. megalcephala a aussi des frontaux plus étroits et avec un processus préfrontal externe qui semble être plus développé que dans le fossile et dirigé vers l'avant (Orlov et Tuniyev, 1987, p. 120, fig. a). Chez N. natrix et N. maura, la morphologie du frontal est assez semblable et la distinction entre ces deux espèces est assez délicate. Néanmoins, chez N. maura, tout comme dans le frontal fossile, le processus préfrontal interne est relié au bord antéro-dorsale de l'os par une crête; chez N. natrix, cette crête, bien que présente, ne semble pas atteindre le bord antéro-dorsale de l'os, bien qu'elle rejoigne la face interne de ce bord. D'autre part, chez N. natrix, le processus préfrontal externe occupe généralement une position plus postérieure. Cependant, le fossile diffère de l'actuel N. maura dans la morphologie du processus préfrontal interne, lequel constitue une pointe plus développée et non émoussée.

(B) Palatin (Fig. 73: 3,4,5).-

Il présente treize positions dentaires. Les dents sont isodontes et bien recourbées vers l'arrière. L'os est allongé et porte dorsalement, approximativement à mi-longueur, un processus vomérien relativement rétréci

à sa base et prolonge dorsalement par un processus choanal en pointe longue et fortement incurvé médialement. Ces deux processus marquent la séparation entre une partie antérieure et une partie postérieure du palatin. La morphologie du processus vomerien, rétréci à sa base, et du processus choanal, long, mince et fortement incurvé médialement, différencient aisément les "Natricinés" européens, c'est-à-dire, le genre Natrix, des autres Colubridés de cette même région. La base du processus vomerien se situe entre la septième et la neuvième position dentaire; elle traverse le palatin en direction antéro-latérale/postéro-médiale et présente un bord postéro-médial plus ou moins arrondi et non prolongé postérieurement sur la face dorsale de la partie postérieure du palatin.

Le processus maxillaire, fortement élargi à sa base et situé entre la troisième et la septième position dentaire, constitue une pointe latérale tronquée et dirigée postéro-ventralement. Postérieurement, le processus ptérygoïde se divise en deux parties: un processus dorsal, long et qui surmonte dorsalement l'extrémité antérieure du ptérygoïde dans un crâne non dissocié, et un processus ventral, très court. Deux petits foramens (= foramens palatins) s'ouvrent à la base de la face ventrale du processus maxillaire. Ils se situent respectivement sur la cinquième et sur la sixième position dentaire et constituent le foramen d'entrée et sortie du nerf maxillaire.

Chez N. tessellata, les foramens palatins manquent (Underwood, 1967), et la partie postérieure, au moins, est nettement plus courte que chez le fossile (Szunyoghy, 1932, pag. 36, Fig. 69). Chez N. natrix, la partie antérieure du palatin est plus large en vue dorsale, le processus vomerien est traversé par un foramen (= foramen vomerien) qui manque chez le fossile et dans les exemplaires consultés de N. maura, et le bord postérieur du processus vomerien se prolonge postérieurement en une petite crête qui surmonte la face dorsale de la partie postérieure du palatin. Chez

l'actuelle N. maura, bien que la morphologie du palatin soit presque identique à celle du fossile, elle s'en distingue par la morphologie de la partie antérieure du palatin qui est légèrement plus large que chez l'actuelle N. maura.

(C) Vertèbres.-

Il s'agit de vertèbres de petite taille, dont la longueur du centrum ne dépasse pas 5mm. Leur morphologie générale correspond bien à celle qui a été déjà décrite pour les "Natrixines" en général. Je ne reprend donc pas cette description.

En fonction de la morphologie des processus parapophysaires et des hypapophyses, Szyndlar (1984) établit une série de caractères pour différencier l'espèce N. natrix des espèces N. maura et N. tessellata. Malheureusement, l'état de conservation des vertèbres fossiles, ne permet pas d'une façon sûre la distinction spécifique. Ajoutons que cette différenciation est assez subjective, puisqu'elle se base sur la plus ou moins grande robustesse des processus parapophysaires (robustes chez N. natrix et minces chez N. maura et N. tessellata) et sur la morphologie de l'extrémité distale de l'hypapophyse (obtus chez N. natrix et en pointe chez les autres deux espèces). Sur le matériel fossile, ces deux structures sont généralement plus ou moins cassées ou érodées et la morphologie reste donc toujours douteuse. Chez les formes actuelles, la morphologie de ces structures est le plus souvent soumise à une forte variation individuelle. Dans notre matériel fossile, seul un processus parapophysaire reste conservé; il est mince, ce qui le rapproche plus de N. maura ou de N. tessellata que de N. natrix.

Comme nous pouvons le constater, la morphologie du frontal et du palatin de Sète, bien qu'avec quelques légères différences, et en moindre

mesure celle des vertèbres, rapprochent plus le fossile de N. maura que des autres espèces européennes N. natrix, N. megalocephala et N. tessellata.

Natrix natrix (Linné, 1758)

Natrix cf. N. natrix.

- 1976a, N. cf. natrix, Clot et al., p. 152.
- 1976a, Natrix sp., Clot et al., p. 158.
- 1976b, Natrix sp., Clot et al., p. 513.

Matériel et localités.-

- Iles Medas, Pliocene superieur (MN 16), Catalogne, Espagne: un premaxillaire et sept vertèbres dorsales (UCBL).
- Montousse 5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrenees, France: 354 vertèbres dorsales (Coll. Clot).
- Montoussé 3, Pléistocène moyen, Hautes Pyrenées, France: 156 vertèbres dorsales (Coll. Clot).
- Solana del Zamborino, Pléistocène supérieur, Grenade, Espagne: six vertèbres dorsales (PCA).
- Saint-Paul-trois-Châteaux: Les Moulins, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: 38 vertèbres dorsales (CAPV).

Description et discussion.-

(A) Prémaxillaire (Fig. 74: A,B).-

Comme cela est le cas pour la plupart des serpents, le prémaxillaire est dépourvu de dents (seuls quelques especes primitives possèdent une dentition prémaxillaire; Rage, 1984a).

Les processus latéraux sont bien développés, en pointe aigue, et portent un petit processus sur la face postérieure et en position mediale. En vue ventrale, les processus vomériens (sensu Rabeder, 1977; = processus palatins, sensu Szyndlar, 1984) sont assez rapprochés l'un de l'autre et constituent deux pointes arrondies dirigées postérieurement. De chaque côté des processus vomériens, il existe une crête latérale bien développée qui s'incurve dorsalement et rejoint la base du processus nasal. Cette crête délimite une profonde cavité, bien visible en vue postérieure, où se loge, chez l'animal vivant, l'extrémité antérieure de l'ensemble vomers-septomaxillaires. Parmi les différents genres de serpents d'Europe occidentale, seul le genre Natrix montre ce type de structure. Le processus nasal a une forme en ogive et, de chaque côté, une encoche le sépare de la crête latérale. En vue ventrale, une longue et robuste crête suit la surface ventrale du processus nasal.

Trois foramens prémaxillaires disposées en triangle, apparaissent sur la face ventrale de l'os. D'autres foramens sont visibles en vue latérale, un de chaque côté, situés dans l'encoche séparant le processus postéro-medial du processus latéral et la crête latérale.

A propos de cet os, seules N. natrix et N. maura ont pu être comparées. Ces deux espèces diffèrent du fossile par la présence d'un processus nasal triangulaire et non en ogive. En plus, chez N. maura, l'encoche existant entre le bord postéro-médial du processus latéral et la crête latérale est fermée par un pont osseux délimitant un véritable foramen, tandis que chez N. natrix la morphologie de cette structure est semblable à celle du fossile, c'est-à-dire: présence, entre le processus latéral et la crête latérale, d'encoches profondes non transformées en foramens, et bord postéro-médial du processus latéral avec une pointe médiale.

(B) Vertèbres (Fig. 74: C,D,E,F).-

Un grand nombre de vertèbres dont la longueur du centrum varie entre 3mm et 6,5mm, est attribuée, avec quelques doutes, à N. natrix. Quand les processus parapophysaires et/ou les hypapophyses sont conservés, ils correspondent bien à ceux de cette espèce (processus parapophysaire robuste et extrémité distale de l'hypapophyse obtuse (Szyndlar, 1984)).

Natrix sp.

Matériel et localités.-

- Seynes, Pliocène supérieur (MN 16), Gard, France: deux vertèbres dorsales en connexion (USTL).
- Mas Rambault, Pléistocène inférieur, Hérault, France: cinq vertèbres dorsales (USTL).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen-Holocène, Alpes-Maritimes, France: trois vertèbres dorsales (IPH).
- Grotte du bois du Cantet, Pléistocène récent (Wurm IV), Hautes-Pyrénées, France: une vertèbre dorsale (Coll. Clot).
- Grotte de Malarode, Pléistocène récent, Pyrénées-Atlantiques, France: une vertèbre dorsale (Coll. Clot).
- Châteauneuf-du-Rhône: La Roberte, Néolithique moyen (Chasséen), Drôme, France: huit vertèbres dorsales (CAPV).

Description et discussion.-

Cet ensemble de vertèbres présente les caractères typiques de Natrix: présence d'hypapophyses, alors qu'il ne s'agit pas de vertèbres dorsales antérieures; centrum plus ou moins allongé, à surface ventrale non convexe en coupe transversale et flanquée de marges latérales nettes; condyle et

cotyle petits et arc neural convexe en vue postérieure (Rage, 1977a; Szyndlar, 1984). D'autres caractères secondaires aussi présents dans les vertèbres de Natrix, apparaissent sur ces fossiles: hypapophyse à limite ventrale sigmoïde et prolongée antérieurement par une carene hemale généralement basse, à bord ventral plat ou légèrement arrondi, avec des limites antérieures divergeantes et atteignant la base du condyle ou elles constituent, le plus souvent, deux petits processus subcotylaires; sillons subcentraux longs et plus ou moins profonds suivant la position de la vertèbre sur l'axe vertébral; neurepine haute, à bords antérieur et postérieur légèrement surplombant; surfaces articulaires des cygapophyses ovales et disposées sur le plan horizontal; zygosphène à bord antérieur le plus souvent trilobé, avec un lobe central large et plus ou moins proéminent; limite ventrale du cotyle généralement droite et avec deux petits processus subcotylaires.

Bien qu'il s'agisse de vertèbres assez détériorées et qu'une attribution spécifique soit hasardeuse, nous pouvons indiquer que ces vertèbres, comme cela est aussi le cas des vertèbres attribuées à N. maura, Natrix cf. N. maura et Natrix cf. N. natrix, différent de N. longivertebrata, connue dans le Miocène moyen de France (Natrix aff. N. longivertebrata; Rage et Szyndlar, 1986), le Miocène supérieur d'Autriche (N. longivertebrata; Bachmayer et Szyndlar, 1985 et 1987), d'Ukraine (Szyndlar, sous-presse) et dans le Pliocène de Pologne et Moldavie (URSS) (Szyndlar, 1984 et sous-presse). Cette dernière espèce a un centrum plus allongé, les processus pleurogyapophysaires plus robustes et plus aplatis dorso-ventralement et une carene hemale plus proéminente que dans les formes actuelles. N. parva, du Miocène supérieur de Pologne (Szyndlar, 1984) montre une hypapophyse droite et non sigmoïde comme c'est le cas des formes actuelles.

Conclusions

Seuls des "Natrixinés" de type moderne, plus précisément le genre Natrix, sont représentés dans une grande partie des gisements Pliocène-Pleistocènes étudiés dans ce travail.

La morphologie des différents éléments crâniens décrits ici démontre la présence de N. maura (un neurocrâne) dans le gisement du Pleistocène supérieur de la grotte de la Carrière et très probablement (Natrix cf. N. maura; un frontal et un palatin) dans le gisement du Pliocène moyen de Sete, tous deux en France. Il s'agit à ma connaissance, des premières citations de l'espèce à l'état fossile. N. maura, semble être pourtant présente en Europe occidentale, au moins depuis le Pliocène supérieur.

Un prémaxillaire et un grand nombre de vertèbres sont rapprochés de l'actuelle N. natrix (Natrix cf. N. natrix), laquelle semble être présente dans les gisements considérés, depuis le Pliocène supérieur (iles Medas, Espagne), puis largement représentée pendant tout le Pléistocène.

Enfin, dans d'autres gisements, bien que la présence de Natrix soit attestée, l'état de conservation des vertèbres ne permet pas une attribution spécifique précise.

Actuellement, N. maura se trouve habituellement dans, ou à proximité, des eaux dormantes ou courantes, ou elle aime chasser, et plus rarement dans les bois et les prairies très humides; N. natrix, bien que se trouvant assez souvent près de l'eau, est nettement moins aquatique que l'espèce précédente et se rencontre plus généralement dans les endroits humides et même dans des bois et prairies assez secs.

Colubridé indéterminé

Localité et matériel.-

- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: un fragment de dentaire (Fig. 75).

Description et discussion.-

L'os, d'environ 8,5mm de longueur totale, est relativement allongé et svelte. En vue médiale, le canal de Meckel, ouvert jusqu'à la huitième position dentaire, se réduit vers l'avant et constitue un étroit sillon antérieur qui devient plus ou moins ventral à partir de la troisième position dentaire. Ce dernier caractère permet de rapprocher ce dentaire des serpents évolués du type "Colubroïde" (= Caenophidien sensu Hoffstetter, 1939) et le différencie des serpents primitifs du type xenophidien chez lesquels le canal de Meckel reste bien ouvert dans toute sa longueur.

Au moins neuf positions dentaires sont présentes; la cinquième étant séparée de la sixième par un diastème modérément développé. Deux autres diastèmes plus réduits sont visibles entre la sixième et la septième et entre la septième et la huitième position dentaire respectivement. Malgré que la plupart des dents manquent, une hétérodontie dimensionnelle semble avoir existé, sur au moins les cinq premières dents, la cinquième étant la plus robuste et la plus développée.

En vue labiale, l'encoche articulaire atteint, vers l'avant, la huitième position dentaire et le foramen mental, ovale et bien développé, se situe entre le diastème le plus développé et la sixième dent.

Parmi les Colubroïdes comparés, la morphologie générale observée sur le dentaire, et surtout la présence de diastèmes plus ou moins développés,

sont des caractères qui se retrouvent chez quelques Colubridés opisthoglyphes. Il pourrait donc s'agir d'un dentaire appartenant à ce groupe de serpents actuellement représenté en Europe par trois genres: Macroprotodon, Malpolon et Telescopus. Chez ce dernier, la dent la plus développée semble être la deuxième et la diastème pourrait manquer (Boulenger, 1896, p. 47, fig. 4). Chez Malpolon, la morphologie générale du dentaire correspond bien à celle du fossile, néanmoins, chez ce genre, le diastème manque ou, s'il existe, est plus réduit et se situe entre la sixième et la septième dent, tandis que chez Macroprotodon, le diastème, toujours présent, est plus développé et situé aussi après la sixième dent, laquelle est la plus développée. Ces deux derniers genres semblent être représentés dans le gisement des îles Medas par des vertèbres dorsales; il pourrait donc s'agir d'un dentaire correspondant à un représentant de l'un ou l'autre genre (plus probablement du genre Malpolon) mais appartenant à une espèce différente des formes actuelles.

Famille Elapidae Boie, 1827.

Les Elapides constituent un groupe de serpents venimeux dont le maxillaire est raccourci et porte à son extrémité antérieure des crochets inoculateurs du venin, tubulaires ou sillonnés. Les vertèbres dorsales portent des hypapophyses, bien que parfois très réduites dans la région dorsale postérieure (Underwood, 1967; Rage, 1984a; McDowell, 1987).

Ils comprennent actuellement plus de 50 genres et environ 250 espèces distribuées dans les régions intertropicales d'Amérique, d'Afrique (mais pas Madagascar), d'Asie et d'Australie. Bien que parfois ovovivipares, la plupart des Elapides sont ovipares. Leur venin, d'action très rapide, affecte généralement le système nerveux.

Classiquement, la famille a été divisée en trois sous-familles: les Elapines, principalement de moeurs terrestres et parfois arboricoles, et les Hydrophelines et Laticaudines de moeurs aquatiques. Actuellement, il existe une tendance à subdiviser les Elapines en plusieurs sous-familles, ainsi, McDowell (1987) divise les Elapides en six sous-familles: les Calliopheines, les Maticorines, les Elapines, les Bungarines, les Laticaudines et les Hydrophelines.

Les plus anciens Elapides fossiles sont connus dans le Miocène inférieur (MN 4) de France: Palaeonaja romani (Hoffstetter, 1939). Actuellement, le genre Palaeonaja (Hoffstetter, 1939) est considéré comme un synonyme du genre actuel Naja (Szyndlar et Zerova, 1990; Szyndlar et Rage, sous-pressé). A l'exception de Micrurus gallicus du Miocène moyen (MN 7) de France (Rage et Holman, 1984), les Elapides fossiles européens sont attribués au genre Naja (Szyndlar et Rage, sous-pressé).

Genre Naja Laurenti, 1768.

- 1989, cf. Naja, Bailon, p. 23; fig. 7a-b.

Le genre Naja comprend actuellement cinq espèces africaines (N. haje, N. melanoleuca, N. mossambica, N. nigricollis et N. nivea), tandis que, traditionnellement, en Asie, le genre ne comprenait qu'une seule espèce, N. naja, dans laquelle étaient incluses un grand nombre de sous-espèces. Wuster et Thorpe (1989) élèvent au rang d'espèces N. sumatra et N. sputatrix, auparavant considérées comme des sous-espèces de N. naja. D'autre part, Szyndlar et Rage (sous-presse) considèrent N. oxiana de l'Asie centrale et de l'ouest, comme une espèce à part entière.

Szyndlar et Rage (sous-presse) donnent les caractères ostéologiques suivants pour différencier le groupe d'espèces africain (considéré comme étant le groupe le plus primitif de Naja) du groupe d'espèces asiatique, à l'exception de N. oxiana: (1) ouverture intracrâniale du canal Vidien antérieur du parabasisphénoïde; (2) fenêtre vestibulaire en contact avec le prootique et (3) présence de deux ou trois dents non venimeuses sur le maxillaire. Le groupe d'espèces asiatique est caractérisé par une ouverture extracrâniale du canal Vidien, une fenêtre vestibulaire généralement déplacée postérieurement et par l'absence ou la présence d'une seule dent non venimeuse sur le maxillaire.

Pendant le Miocène et le Pliocène, le genre Naja présentait une distribution plus vaste que l'actuelle, étant largement représenté en Europe: Naja romani (= Palaeonaja romani, Hoffstetter, 1939; = Palaeonaja crassa, Hoffstetter, 1939; = Naja austriaca, Bachmayer et Szyndlar, 1985 et 1987) dans le Miocène inférieur (MN 4) et moyen (MN 7-8) de France (Hoffstetter, 1939), le Miocène supérieur (MN 9) d'Ukraine (Szyndlar et Zerova, 1990) et (MN 11) d'Autriche (Bachmayer et Szyndlar, 1985 et 1987);

Naja iberica, dans le Miocène terminal (MN 13) d'Espagne (Szyndlar, 1985); et Naja sp. dans le Miocène inférieur (MN 4b) d'Espagne (= Palaeonaja sp.; Alferez Delgado et Brea Lopez, 1981), dans le Miocène moyen (MN 7-8) de France (Szyndlar et Rage, sous-presse), le Miocène terminal MN 13 d'Espagne (Palaeonaja aff. depereti; Alberdi et al., 1981), le Pliocène supérieur (MN 15) de France (= Palaeonaja depereti; Hoffstetter, 1989), d'Espagne (Naja cf. naja, Jaen et Sanchis, 1985; = Naja sp., Szyndlar, 1988), le Pliocène supérieur (MN 16) de France (cf. Naja, Bailon, 1989) et de Grèce (Naja sp., Szyndlar et Zerova, 1990) et dans le Pléistocène moyen de l'île de Chios en Grèce (Schneider, 1975).

Naja sp.

Matériel et localités.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Herault, France: deux fragments de palatin; un fragment de ptérygoïde; un basioccipital; trois fragments de dentaire; environ 200 crochets; deux axis; une dizaine de vertèbres cervicales; environ une centaine de vertèbres dorsales et quelques côtes (UCBL).
- Moreda, Pliocène moyen ou supérieur (MN 15/16), Grenade, Espagne: deux fragments de vertèbres dorsales assez détériorés (USTL).
- Balaruc II, Pliocène supérieur (MN 16), Herault, France: sept vertèbres dorsales dont une provenant de l'USTL et six provenant de la collection Sabatier.

Description et discussion.-

(A) Palatin (Fig. 76, 1).-

Le palatin présente un processus vomerien (= processus praevomerinus, sensu Hoffstetter, 1939) robuste, de forme trapézoïdale et constituant une lame verticale légèrement incurvée médialement et avec un bord antérieur plus incliné que le postérieur.

En vue latérale, le processus maxillaire, qui occupe une portion plus ou moins centrale sur le processus vomerien, est long, robuste, en pointe émoussée et dirigé antéro-latéralement. Le foramen du nerf maxillaire (= "foramen palatinum", sensu Hoffstetter, 1939) traverse la base du processus maxillaire en constituant deux grands foramens. Le processus choanal est cassé et sa morphologie reste donc inconnue.

En vue médiale, un petit foramen vomerien est présent à la base du processus vomerien sur sa moitié distale.

Le processus postérieur est simple, en forme de pointe robuste. Les dents, robustes, sont isodontes, courbées vers l'arrière et au nombre de six ou sept.

Parmi les groupes de serpents actuellement présents en Europe occidentale, les Colubrines, aussi présents dans le gisement de Sète et de Balaruc II, possèdent un palatin à processus postérieur bifurqué, à processus maxillaire élargi à sa base, dirigé postero-ventralement, et situé plus bas et plus antérieurement que dans le fossile et que chez Naja. Chez les Vipéridés, les processus vomerien et maxillaire manquent, tandis que chez les Erycines, actuellement absents dans les régions considérées, mais présents dans les trois gisements, le palatin est plus réduit et plus robuste, avec un processus vomerien absent ou très peu développé.

Parmi les espèces fossiles européennes de Naja, le palatin attribué à N. austriaca (= N. romani, Szyndlar et Zerova, 1990; Szyndlar et Rage, sous-pressé par Bachmayer et Szyndlar (1987, p. 32, fig. 71) montre, au

moins, un processus maxillaire très court, tandis que chez N. iberica, le processus vomerien est rectangulaire et le processus maxillaire semble être plus court (Szyndlar, 1985, p. 456, fig. 7 et 8). Chez les espèces actuelles consultées, N. naja naja a un processus maxillaire plus robuste, plus antérieur et plus ventral que dans le fossile, et les bords antérieur et postérieur sont plus verticaux; N. haje montre un processus vomerien plus convexe médialement et le bord antérieur est plus vertical tout comme, en moindre mesure, chez N. nigricollis.

(B) Pterygoïde (Fig. 76, 3).-

Seul un fragment correspondant à la moitié antérieure de cet élément osseux est conservé. La portion la plus antérieure de l'os est modérément longue et mince et le processus ectoptérygoïde est faiblement développé et possède un rebord externe convexe.

En vue latérale, l'articulation pour l'ectoptérygoïde est profonde et limitée dorsalement par une crête bien développée. En vue dorsale, la surface de l'os correspondant au niveau du processus ectoptérygoïde est concave comme cela est le cas chez N. haje, tandis que chez N. nigricollis, cette surface est convexe et que chez N. naja naja, ou elle présente un sillon longitudinal et la portion antérieure de l'os est légèrement plus courte.

Chez les Colubridés, l'os est généralement plus élargi antérieurement et possède un processus ectoptérygoïde plus développé. Les Viperidés montrent des pterygoïdes nettement plus longs et plus minces, tandis que chez les Erycinés l'ensemble de l'os est nettement plus court et plus large.

(C) Basioccipital (Fig. 76, 2).-

L'os est robuste et légèrement plus large que long (longueur = 7,4mm; largeur = 9,4mm). La crête basioccipital, fortement développée, constitue deux lobes centraux bien séparés l'un de l'autre. Latéralement, cette crête ne surmonte pas les tubercules basioccipitaux lesquels sont distincts, bien individualisés et en forme de corne à pointe arrondie. La crête mediale manque; la portion postérieure de l'os se retrecie modérément et le condyle occipital est large et robuste.

Parmi les fossiles européens, seul le basioccipital de N. iberica est connu. Il diffère de notre fossile par ses tubercules basioccipitaux moins développés (Szyndlar, 1985; p. 458, fig. 8:5 et 8). Chez les espèces actuelles consultées, le basioccipital présente une morphologie générale assez homogène et semblable à celle du fossile; néanmoins, elles diffèrent du fossile en présentant la région en dessous des tubercules basioccipitaux plus large.

(D) Dentaire.-

Quelques fragments de dentaires correspondant à la partie la plus antérieure de cet élément osseux, sont attribués à Naja. Les dents sont robustes et en crochet. En vue linguale, le canal de Meckel est fermé, vers l'avant, à partir de la quatrième position dentaire. Une petite crête dentaire est présente, sur cette face de l'os, sous les deux premières dents. En vue labiale, la crête dentaire est bien développée et convexe.

(E) Crochets (Fig. 76, 4).-

Près de deux cents crochets sont comptabilisés. Ils présentent la morphologie typique de ce groupe: face antérieure munie d'une gouttière refermée par ses bords et seule la ligne d'union de ces derniers demeure apparente. Un orifice supérieur met en rapport la dent avec le canal

excréteur de la glande du venin, et un orifice d'injection du venin se situe dans la partie distale (Bogert, 1943). La forme générale de l'orifice distal, long et modérément étroit, montre que ce serpent n'était pas capable de cracher du venin. La longueur des crochets, entre 6,7 et 7,5mm, fait supposer que ce serpent pouvait atteindre environ 2,5m de longueur.

(F) Vertèbres.-

(1) Axis (Fig. 77: A,B).- Il s'agit d'une vertèbre nettement plus haute que large. Le processus odontoïde, constitué par le centrum provenant de l'atlas, est bien développé et en pointe. En vue antérieure, ce processus possède trois facettes articulaires en forme de lobe (deux lobes latéraux et un lobe ventral), bien individualisées. Les deux lobes latéraux se prolongent postérieurement sur l'axis proprement dit. Les lignes d'union entre le processus odontoïde et l'axis sont bien visibles.

En vue latérale, l'intercentrum antérieur (= intercentrum II ou hypocentrum II) présente un aspect pyramidal, avec sa pointe dirigée ventralement. Les lignes d'union entre cette structure et le reste de la vertèbre sont bien visibles. En vue antérieure, cet intercentrum porte la plus grande partie du lobe ventral du processus odontoïde. L'intercentrum postérieur (= intercentrum III ou hypocentrum III), plus long que le précédent, est aplati latéralement, à limite ventrale arrondie et dirige postéro-ventralement. Postérieurement, il dépasse légèrement la limite postérieure du condyle.

Le processus transverse (=pleurapophyse, sensu Hoffstetter, 1939) constitue une pointe effilée postérieurement, longue du côté gauche et plus courte et à base plus élargie du côté droit. La neurépine est modérément haute, robuste et prolongée en une pointe postérieure. L'arc neural est court et avec les limites postérieures concaves; les surfaces articulaires des postzygapophyses, petites et ovales, s'inclinent vers le haut; les

épines épizygapophysaires sont bien développées et les foramens latéraux et subcentraux sont petits.

Parmi les Elapidés fossiles, N. romani du Miocène français (= Palaenaja romani, Hoffstetter, 1939, Pl. II, fig. 2) montre, au moins, l'intercentrum antérieur (= hypapophyse antérieure) plus court et plus robuste, l'intercentrum postérieur (= hypapophyse postérieure) plus long et dirige postérieurement et la neurépine est plus haute que dans le fossile. Chez N. romani du Miocène d'Autriche (= N. austriaca, Bachmayer et Szyndlar, 1985, p. 93, fig. 5:7 et 8), le processus odontoïde est aplati antérieurement et les hypapophyses, de longueur semblable, sont plus courtes, tandis que chez N. iberica du Miocène d'Espagne (Szyndlar, 1985, p. 459, fig. 9:1 et 2), l'arc neural est plus déprimé latéralement, la neurépine plus développée, surtout antérieurement, et l'hypapophyse antérieure présente une morphologie plus ou moins en crochet et non pyramidale, comme c'est le cas dans le fossile de Sète.

Chez les espèces actuelles, l'axis de N. naja naja présente une hypapophyse postérieure plus courte et de longueur semblable à celle de l'hypapophyse antérieure et, en vue dorsale, les limites postérieures de l'arc neural, sont plus ou moins droites et non concaves comme chez le fossile. Chez N. melanoleuca, le processus odontoïde, plus différencié, a des lobes qui ne se prolongent pas sur l'axis, l'hypapophyse antérieure est plus longue et plus mince, la neurépine est plus haute et plus verticale et les limites postérieures de l'arc neural sont moins concaves. Chez N. haje, le processus odontoïde est plus long et plus large, l'hypapophyse antérieure est plus robuste, les foramens subcentraux sont logés dans de profondes dépressions et la pointe postérieure de la neurépine est plus verticale, tandis que chez N. nigricollis, l'hypapophyse postérieure est légèrement plus courte et le bord postérieur de l'arc neural est moins

concave. C'est cette dernière espèce qui présente la morphologie la plus proche de notre fossile.

(2) Vertèbres cervicales (Fig. 77: C,D,E,F,G,H).— La troisième vertèbre est relativement courte et les synapophyses proprement dites manquent. A leur place, apparaissent deux processus transverses, un de chaque côté, plus ou moins étirés dorso-ventralement ou en pointe.

En vue dorsale, l'arc neural a un aspect trapézoïdal, nettement plus large postérieurement et avec un étranglement interzygapophysaire bien marqué juste derrière les prézygapophyses. Les épines épizygapophysaires sont longues et dirigées postérieurement et la neurépine se prolonge en une pointe postérieure qui dépasse les épines épizygapophysaires. Les surfaces articulaires des prézygapophyses sont ovales, étirées transversalement et inclinées vers le haut en vue antérieure. Les processus prézygapophysaires sont très réduits et le zygosphène est large, avec un bord antérieur légèrement concave. Le bord postérieur de l'arc neural est concave de chaque côté de la neurépine dans deux des vertèbres étudiées et plus ou moins droit dans une autre.

En vue latérale, la neurépine, haute et avec un bord antérieur sigmoïde, occupe la moitié postérieure de l'arc neural. Les foramens latéraux sont grands et occupent une position centrale, juste en-dessous de la marge latérale de la vertèbre. Les processus transverses s'étirent plus ou moins dorso-ventralement et se prolongent en une ou deux pointes postérieures. Dans ce dernier cas, la pointe dorsale est plus longue que la pointe ventrale. L'hypapophyse, conservée dans une seule des vertèbres étudiées, est longue, robuste, aplatie latéralement et avec une extrémité distale droite et épaissie.

En vue ventrale, le centrum est court, convexe et à limites latérales diffuses. En vue antérieure, le zygosphène, plus large que le cotyle,

possède un bord supérieur convexe et les surfaces articulaires des prézygapophysys s'inclinent vers le haut.

Parmi les espèces fossiles, une vertèbre de ce type est brièvement décrite et attribuée à N. austriaca (= N. romani, Szyndlar et Zerova, 1990; Szyndlar et Rage, sous-presse) dans le Miocène supérieur d'Autriche (Bachmayer et Szyndlar, 1985). Suivant la description donnée par ces auteurs, elle diffère de nos vertèbres fossiles par la présence d'une épine épizygapophysaire dirigée latéralement et non postérieurement comme c'est le cas chez le fossile de Sète. Chez les espèces actuelles comparées avec le fossile, chez N. naja naja, N. melanoleuca, N. haje et N. nigricollis, l'étranglement interzygapophysaire est moins marqué, les bords latéraux de l'arc neural (= margo lateralis, sensu Hoffstetter, 1939), bien que divergant postérieurement comme dans le fossile, sont plus droits, les épines épizygapophysaires sont toujours moins développées et, en vue dorsale, les limites postérieures de l'arc neural sont plus ou moins droits, tandis que dans le fossile, ce dernier caractère n'apparaît que sur une seule vertèbre, les deux autres ayant des limites postérieures convexes.

La quatrième vertèbre montre une morphologie semblable à celle de la vertèbre précédente. Néanmoins, elle diffère principalement de celle-ci par la présence de vraies synapophysys différenciées en dia- et parapophysys, et par l'orientation des surfaces articulaires des zygapophysys, transversales dans cette vertèbre et inclinées vers le haut dans la troisième vertèbre.

En vue latérale, les diapophysys sont subcirculaires et plus larges et plus développées que les parapophysys. Un petit processus parapophysaire se dirige antéro-ventralement. La neurepine est haute, située sur la moitié postérieure de la vertèbre et prolongée en une pointe postérieure. L'hypapophysys est longue, robuste, aplatie transversalement et légèrement

inclinée postéro-ventralement. Les foramens latéraux occupent une position centrale et se logent dans de profondes dépressions, sous la marge latérale de l'arc neural.

En vue dorsale, l'étranglement interzygapophysaire, toujours bien marqué, est plus large que sur la vertèbre précédente. Les épines épizygapophysaires sont encore bien développées et dirigées postérieurement. Le bord postérieur de l'arc neural est droit de chaque côté de la neurépine. Le zygosphène est large et à bord antérieur plus ou moins droit et irrégulier. Les surfaces articulaires des prézygapophyses, ovales, s'étirent légèrement transversalement et les processus prézygapophysaires, cassés à leurs extrémités, semblent être longs et dirigés postéro-latéralement.

En vue antérieure, le zygosphène est plus large que le cotyle circulaire, et son bord supérieur reste convexe. Les synapophyses sont modérément globuleuses et ne dépassent pas la limite latérale des surfaces articulaires des prézygapophyses. Les foramens paracotyliens sont logés, de chaque côté du cotyle, dans de profondes dépressions.

En vue ventrale, le centrum est toujours convexe et avec des marges latérales très diffuses. Les foramens subcentraux sont très petits.

Les autres vertèbres cervicales sont légèrement plus allongées. Le zygosphène, plus ou moins large, est généralement trilobé, avec deux petits lobes latéraux et un lobe central large. L'étranglement interzygapophysaire reste toujours bien marqué, les ailes postérieures de l'arc neural sont modérément larges. Les synapophyses, bien différenciées en dia- et parapophyses, sont modérément globuleuses et, latéralement, elles ne dépassent pas les limites latérales des surfaces articulaires des prézygapophyses, lesquelles sont ovales et légèrement étirées transversalement. Les processus prézygapophysaires sont coniques, bien développés et dirigés latéralement ou légèrement antéro-latéralement sur

les vertèbres cervicales les plus postérieures. L'épine epizygapophysaire manque.

En vue latérale, la neurepine est haute et de plus en plus longue dans les vertèbres cervicales les plus postérieures. L'hypapophyse est toujours longue, robuste et aplatie transversalement. Cette structure devient de plus en plus orientée postérieurement au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la région antérieure.

Parmi les espèces fossiles, seule la morphologie de quelques vertèbres cervicales attribuées à N. romani (sensu Szyndlar et Rage, sous-presse) est connue. Chez N. romani du Miocène moyen français, c'est-à-dire, Palaeonaja romani (sensu Hoffstetter, 1939) et, tout comme dans le fossile, le développement des synapophyses est modéré et par conséquence, ces serpents ne semblent pas avoir pu pouvoir constituer une coiffe comme cela est le cas pour la plupart des espèces actuelles du genre Naja et du fossile N. romani (= N. austriaca, sensu Bachmayer et Szyndlar, 1985) du Miocène supérieur d'Autriche. Dans cet aspect, tout comme dans la morphologie de l'axis, ces deux formes du Miocène européen considérées comme appartenant à la même espèce, N. romani (Szyndlar et Zerova, 1990 et Szyndlar et Rage, sous-presse), sont bien différentes. Malheureusement, l'importance systématique des caractères morphologiques liés aux vertèbres cervicales reste encore à établir et des études comparatives parmi les différentes espèces actuelles, jusqu'à présent non effectuées, semblent nécessaires. D'autre part, le fossile de Sète diffère de la forme du Miocène français par la présence d'un étranglement interzygapophysaire plus profond, d'un arc neural plus aplati dorso-ventralement, des ailes neurales postérieures un peu plus larges et d'une encoche postérieure de l'arc neural moins profonde.

Chez les espèces actuelles N. naja et N. haje, les synapophyses sont nettement plus robustes, plus développées et, latéralement, elles dépassent

la limite latérale des surfaces articulaires des prézygapophyses. Chez ces deux espèces, tout comme chez N. nigricollis et N. melanoleuca, les vertèbres sont plus larges, avec des processus prézygapophysaires plus courts, un étranglement interzygapophysaire moins profond, des ailes neurales plus élargies postérieurement et une encoche médiale du bord postérieur de l'arc neural moins profonde.

(3) Vertèbres dorsales.- Les vertèbres dorsales montrent les caractères typiques des Naja actuels: vertèbres de grande taille, robustes pour la plupart d'entre elles, relativement allongées; centrum plat, triangulaire, à marges latérales bien marquées et portent une hypapophyse plus ou moins épaisse; arc neural modérément bombe; condyle et cotyle développés; prézygapophyses pyramidales et robustes (Hoffstetter, 1939; Bachmayer et Szyndlar, 1985; Szyndlar, 1985).

Les vertèbres provenant du gisement de Sète (Fig. 78 et 79) présentent une longueur du centrum qui varie entre 4,7mm et 9,8mm. Elles sont plus longues que larges, l'étranglement interzygapophysaire est modérément marqué et long; le zygosphène est le plus souvent trilobé, avec un lobe central large qui dépasse généralement la limite antérieure des deux lobes latéraux. Sur les vertèbres de plus grande taille, le lobe central du zygosphène est moins marqué, parfois absent et le bord antérieur du zygosphène devient plus ou moins droit. La surface articulaire des prézygapophyses est ovale et légèrement étirée transversalement; les processus prézygapophysaires sont robustes, relativement courts, en pointe émoussée, aplatis dorso-ventralement sur les vertèbres de plus grande taille ou subconiques sur les vertèbres les plus petites, et plus ou moins dirigés latéralement. L'arc neural est modérément surbaissé, avec des limites postérieures plus ou moins droites et une encoche postéro-médiale modérément profonde. La neurepine est plus longue que haute, à limites

antérieure et, surtout, la postérieure, surplombantes. Les synapophyses sont massives, avec une diapophyse et une parapophyse ovales et bien distinctes l'une de l'autre. Le processus parapophysaire est robuste, court et dirigé antéro-ventralement sur les vertèbres dorsales antérieures et moyennes, puis il devient plus long et s'incurve de plus en plus médialement sur les vertèbres postérieures sur lesquelles un sillon se forme entre chaque processus parapophysaire et le bord latéro-ventral correspondant du cotyle.

Le centrum, triangulaire, est plat et à marges latérales convexes. Les sillons subcentraux manquent sur les vertèbres dorsales antérieures et moyennes, tandis que sur les vertèbres postérieures, bien que peu profonds, ils sont présents sur la moitié antérieure du centrum et se prolongent, vers l'avant, entre le processus parapophysaire et le bord latéro-ventral correspondant du cotyle. L'hypapophyse est développée tout au long du tronc. Elle est épaisse, longue, plus ou moins en pointe et à bord ventral sigmoïde sur les vertèbres antérieures et moyennes, puis elle se raccourcit et son bord ventral devient rectiligne sur les vertèbres postérieures. Antérieurement, l'hypapophyse se prolonge par une carene ventrale large et basse qui atteint la base du cotyle.

Quelques variations morphologiques sont dues à la taille. Ainsi, sur les vertèbres de plus grande taille, les vertèbres sont plus larges et proportionnellement plus courtes. Le centrum devient plus large, surtout antérieurement, et le zygosphène, plus rétréci, montre des bords latéraux légèrement surélevés.

Bien qu'assez détériorée, la seule vertèbre provenant du gisement du Pliocène moyen ou supérieur de Moreda (Fig. 80) (Grenade, Espagne) montre quelques différences assez significatives par rapport à celles de Sète. Il s'agit d'une vertèbre moyenne postérieure où le centrum, légèrement plus rétréci antérieurement, montre des marges latérales plus nettes que dans le

fossile de Sète. L'hypapophyse, cassée, se prolonge antérieurement en une carène ventrale élevée, mince et à bord ventral plus ou moins tranchant, tandis que sur les vertèbres de Sète, cette carène est plus basse et plus large avec un bord ventral mousse. De plus, chez le fossile de Moreda, la surface articulaire des prézygapophyses, bien que ovale, ne s'étire pas transversalement comme c'est le cas chez le fossile de Sète, et elle se dirige plus antérieurement. Un fragment postérieur d'arc neural montre des ailes neurales postérieures plus larges que celles du fossile de Sète.

Les vertèbres du gisement du Pliocène supérieur de Balaruc II (Fig. 81), différent de celles de Sète par leur centrum plus rétréci antérieurement et nettement limité latéralement par des marges latérales bien marquées, à surface ventrale légèrement concave et hypapophyse prolongée antérieurement par une carène ventrale haute, profonde et mince. Les ailes neurales postérieures sont plus larges et, à taille égale, le condyle et le cotyle sont plus développés dans le fossile de Balaruc II. Sauf pour ce dernier caractère, le fossile de Balaruc II ressemble à celui de Moreda, bien que le premier montre des marges latérales du centrum plus nettes.

Les vertèbres dorsales provenant de Sète, diffèrent principalement de celles attribuées à N. romani et à N. iberica par la présence de processus prézygapophysaires plus courts et de marges latérales du centrum plus convexes et moins marquées que chez ces deux espèces.

La présence d'un lobe central développé et de processus prézygapophysaires relativement courts, sont des caractères que l'on trouve principalement dans les formes actuelles de Naja, sauf chez N. melanoleuca, où ces processus sont longs et minces. Chez N. naja naja et N. haje, le centrum est légèrement plus étroit et, surtout, les marges latérales de celui-ci, sont mieux marquées; chez N. nigricollis, la morphologie générale de la vertèbre correspond bien à celle du fossile.

Les vertèbres fossiles de Moreda, et surtout celles de Balaruc II, ont une morphologie générale qui les rapproche plus de N. haje que d'aucune autre espèce consultée.

Affinités des fossiles avec les espèces actuelles.

Szyndlar et Rage (sous-presse), donnent une série de caractères distinctifs entre le groupe d'espèces asiatique N. naja s.l. et le groupe d'espèces africain composé par N. haje, N. melanoleuca, N. nivea, N. nigricollis et N. mossambica. Malheureusement, cette distinction se base sur la position du canal vidien sur le parabasisphénoïde, la position de la fenêtre vestibulaire sur le neurocrâne et le nombre des dents non venimeuses sur le maxillaire. Aucun de ces éléments crâniens n'est présent dans les gisements étudiés.

Néanmoins, nous pouvons constater que, pour ce qui concerne le fossile de Sète, la morphologie du palatin se rapproche plus des formes africaines N. haje et N. nigricollis que de la forme asiatique N. naja naja où le processus du maxillaire est plus court et placé plus antérieurement sur le processus vomérien. En outre, la morphologie du ptérygoïdes le rapproche de N. haje par la surface dorsale de l'os, laquelle est concave et non convexe comme c'est le cas chez N. nigricollis, ou munie d'un sillon longitudinal comme chez N. naja naja.

En ce qui concerne les vertèbres, l'axis, est plus proche de celui de N. nigricollis que d'aucune autre espèce consultée. Les vertèbres cervicales montrent un caractère qu'on ne trouve que dans l'espèce fossile N. romani: les processus prézygapophysaires sont longs, tandis que chez les espèces actuelles, ils sont plus courts. D'autre part, de toutes les espèces consultées, aucune d'entre elles ne montre un étranglement

interzygapophysaire aussi marque que dans les fossiles, et les épines épizygapophysaires sont toujours plus courtes que celles des vertèbres cervicales de Sète. La morphologie des synapophyses, modérément développées, le distingue de N. naja naja et de N. haje, lesquelles ont des synapophyses cervicales très massives et développées. Ces deux dernières espèces sont capables d'étaler une coiffe bien développée, tandis que chez N. nigricollis et N. melanoleuca, la morphologie de ces synapophyses est semblable à celle du fossile. Néanmoins, ces deux espèces actuelles présentent des ailes neurales postérieures plus larges et l'encoche postero-médiale de l'arc neural est nettement moins marquée. Le fossile du Miocène moyen attribué à N. romani par Szyndlar et Rage (sous-pressé), (= Palaeonaja romani, Hoffstetter, 1939) se rapproche aussi, par ce caractère, du fossile de Sète, mais pas de celui du Miocène supérieur d'Autriche attribué, lui aussi, à cette espèce par Szyndlar et Rage (sous-pressé), où les synapophyses sont globuleuses, du même type que celles de N. naja naja et N. haje.

En ce qui concerne les vertèbres dorsales, et bien que la morphologie de celles-ci soit assez homogène parmi les représentants actuels de Naja, la morphologie du centrum, modérément large et à bords latéraux convexes et modérément marqués, rapproche plus le fossile de Sète de N. nigricollis que d'aucune autre espèce.

Les vertèbres dorsales provenant des gisements de Moreda et, surtout celles de Balaruc II, montrent le plus grand nombre de ressemblances avec N. naja naja et surtout avec N. haje qu'avec les autres espèces comparées. Par ce caractère, N. romani du Miocène français se rapproche aussi du fossile de Sète, néanmoins, chez N. romani, les processus prézygapophysaires sont toujours plus longs.

Conclusions.

Les Elapidés sont bien représentés dans les gisements du Pliocène moyen de Sète (MN 15), et du Pliocène supérieur de Balaruc II (MN 16), tous deux dans l'Hérault, France et du Pliocène moyen ou supérieur de Moreda (MN 15/16) en Grenade, Espagne.

L'ensemble du matériel fossile (deux fragments de palatins, un fragment de ptérygoïde, un basioccipital, quelques fragments de dentaires et plus d'une centaine de vertèbres dorsales), bien qu'attribuable au genre actuel Naja, ne permet pas d'établir d'une façon sûre les relations existant entre les fossiles et les formes actuelles. Cependant, il faut souligner que le matériel provenant de Sète présente un grand nombre de ressemblances avec l'espèce actuelle d'Afrique N. nigricollis, tandis que celui provenant des gisements de Balaruc II et de Moreda (des vertèbres dorsales seulement) ressemble plus à l'espèce aussi africaine N. haje (centrum vertébral modérément rétréci et à marges latérales très nettes) qu'à aucune autre espèce actuelle.

Deux types différents de Naja (Balaruc II et probablement Moreda d'une part, Sète d'autre part), plus proches du groupe d'espèces africain que du groupe asiatique de N. naja, semblent donc être présents dans les gisements pliocènes étudiés.

Des représentants du groupe d'espèces africain n'étaient, jusqu'à présent, signalés que dans la péninsule ibérique (N. iberica du Miocène terminal (MN 13); Szyndlar, 1985). Les autres espèces fossiles européennes (Palaeonaja romani, du Miocène inférieur et moyen de France, Hoffstetter 1939, N. austriaca du Miocène supérieur d'Autriche, Bachmayer et Szyndlar 1985 et 1987 et l'Elapide du Miocène supérieur d'Ukraine) ont été rassemblées dans une même espèce, N. romani (Szyndlar et Zerova, 1990; Szyndlar et Rage, sous-presse) supposée d'affinité asiatique.

Les probables affinités avec les espèces africaines des fossiles français de Sète et de Balaruc II, impliquent que des formes africaines auraient gagné la péninsule ibérique, très probablement pendant le Miocène terminal, comme l'a fait N. iberica, et auraient réussi à traverser la barrière géographique des Pyrénées et à s'installer dans le sud de la France. Ainsi, les Elapides du Miocène européen (N. romani sensu Szyncliar et Rage, sous-presse) d'origine asiatique n'ont pas été à l'origine des fossiles du Pliocène français.

Comme cela est le cas pour un grand nombre de groupes de squamates, les Elapides ne semblent pas avoir survécu aux changements climatiques de la limite Plio-Pleistocène. Ils constituent, pour les régions considérées, un bon exemple de fossiles guides qui ne dépassent pas le Pliocène.

Elapidé indéterminé.

Localité et matériel.-

- Sète, Pliocène moyen (MN 15), Hérault, France: trois vertèbres dont deux antérieures et une moyenne ou postérieure (USTL).

Description et discussion.-

Il s'agit d'un ensemble de vertèbres de petite taille dont la longueur maximale du centrum ne dépasse pas 3,5mm (Fig. 82).

En vue dorsale, la neurépine, cassée dans tous les exemplaires, semble être modérément longue et l'étranglement interzygapophysaire est peu marqué. Le zygosphène est large et trilobé dans la seule vertèbre où cette structure reste bien conservée. Les surfaces articulaires des prézygapophyses, conservées sur les deux vertèbres antérieures seulement, sont petites, ovales et dirigées antéro-latéralement. Les processus prézygapophysaires semblent être très réduits.

En vue ventrale, le centrum est étroit, convexe en coupe transversale, modérément allongé, à limites latérales (= "margos inferiores") diffuses et faiblement élargi antérieurement. Sur les trois vertèbres, une hypapophyse est présente; plus ou moins longue sur les deux vertèbres antérieures et courte et robuste sur la vertèbre la plus postérieure (sur cette vertèbre, elle n'atteint postérieurement que la base du condyle). Dans les trois vertèbres, l'hypapophyse se prolonge antérieurement en une carène hémale relativement large, basse (surtout sur la vertèbre dorsale moyenne ou postérieure) et à limites latérales diffuses. Antérieurement, deux petits tubercules subcotylaires sont présents. Les foramens subcentraux sont très petits et les sillons subcentraux manquent. Les surfaces articulaires des postzygapophyses sont subcirculaires et très réduites. Ce dernier caractère

peut faire penser qu'il s'agit de vertèbres appartenant à un individu juvénile.

En vue latérale, la crête interzygapophysaire est faible; les foramens latéraux, petits, se situent sur la moitié antérieure de la vertèbre, juste en dessous de la crête interzygapophysaire, et la crête subcentrale (= margo inferior) est très courte. L'hypapophyse, longue, se dirige postero-ventralement; ses limites antérieure et postérieure restent droites sur les deux vertèbres antérieures. Sur la vertèbre postérieure, l'hypapophyse est courte et se dirige postérieurement; sa limite ventrale apparaît sigmoïde. Les synapophyses sont très érodées dans cette dernière vertèbre et leur morphologie reste inconnue, tandis que dans les vertèbres antérieures, elles sont bien différenciées en dia- et parapophyses, les premières étant plus développées. Les processus parapophysaires sont très courts et très robustes sur la vertèbre la plus postérieure et légèrement plus longs sur les deux autres vertèbres.

En vue antérieure, le cotyle est subcirculaire et petit chez les vertèbres antérieures et plus développé sur l'autre vertèbre. Les foramens paracotyliens sont petits; le bord ventral du cotyle, plus ou moins droit, présente deux petits tubercules subcotylaires; les sillons situés entre les processus parapophysaires et le cotyle apparaissent nettement; la surface articulaire des prézygapophyses se dirige horizontalement et le bord dorsal du zygosphène est mince et légèrement convexe. En vue postérieure, l'arc neural est modérément voûté et le condyle est circulaire.

La présence de vertèbres plus ou moins allongées avec des synapophyses bien différenciées en dia- et parapophyses, et de foramens paracotyliens et latéraux, sont des caractères qu'on retrouve chez la plupart des Colubroïdes (Rage, 1984). Des processus prézygapophysaires réduits (caractère considéré comme primitif) peuvent être aussi présents bien que

rarement dans cette super-famille, chez laquelle ces processus sont généralement développés.

Parmi les Colubroïdes, des hypapophyses sur les vertèbres dorsales postérieures sont présentes chez les Colubridés du type "natricine", chez les Elapidés et chez les Viperidés. Cependant, chez cette dernière famille, les vertèbres ont un arc neural bien aplati dorso-ventralement, les surfaces articulaires des zygapophyses s'inclinent vers le haut et les processus parapophysaires sont bien développés. Chez les "natricines", le centrum est plus ou moins plat et à marges latérales non diffuses. Chez les Elapidés, le genre Naja, le seul représentant de cette famille signalé dans le Pliocene européen et bien représenté dans le gisement de Sète, montre des vertèbres plus grandes et plus robustes, avec un centrum mieux limité latéralement et avec des crêtes subcentrales plus longues que dans le fossile, tandis que chez d'autres Elapidés de plus petite taille tels que le genre Elaps et surtout le genre Hydrophis, la morphologie générale de la vertèbre et surtout celle du centrum sont assez semblables à celle du fossile, c'est-à-dire: centrum convexe en coupe transversale, étroit et à limites latérales diffuses. En plus, chez Hydrophis, et au moins chez H. schistosus, la seule espèce de ce genre comparée, les processus prézygapophysaires, tout comme les processus parapophysaires et en moindre mesure les surfaces articulaires des zygapophyses sont réduits comme chez le fossile; néanmoins, chez cette espèce, la neurepine est plus courte, surtout sur les vertèbres dorsales postérieures. Cependant, l'attribution de ces vertèbres aux Hydrophéinés (groupe auquel appartient Hydrophis), bien que probable, ne me semble pas tout à fait justifiée. En dehors du genre Naja, la morphologie vertébrale des Elapidés, et surtout celle des petits Elapidés, reste mal connue. J'attribue donc le matériel à la famille des Elapidés mais sans pouvoir donner plus de précisions.

Famille Viperidae Laurenti, 1768

Introduction.-

Les Viperides correspondent à l'ancien groupe des Solénoglyphes et comprennent actuellement environ 19 genres distribués dans presque tous les continents, à l'exception de Madagascar et le continent australien. Ils se différencient des autres familles de serpents par les caractères suivants: (1) maxillaire très raccourci, allongé dorso-ventralement, basculant sur l'articulation prefrontale et pourvu d'un seul crochet venimeux tubulaire fonctionnel (d'autres crochets de remplacement sont aussi présents), tandis que les dents non venimeuses manquent; (2) ectoptérygoïde et carré allongés, ce dernier étant incliné postéro-ventralement; (3) vertèbres avec des hypapophyses présentes tout au long de la région dorsale et avec un arc neural aplati dorso-ventralement, une surface ventrale du centrum généralement convexe et à marges latérales (= "margos inferiores") diffuses, des pré- et des postzygapophyses à surfaces articulaires inclinées vers le haut, et condyle et cotyle bien développés; (4) muscle "levator angulis oris" attaché au muscle "abductor externus superficialis", et parfois aussi au ptérygoïde, et non attaché à la glande venimeuse comme c'est le cas chez les Colubridés; (5) sillon spermatique bifurqué et (6) rétine avec deux types cellulaires (Underwood, 1967; Rage, 1984a; McDowell, 1987).

Classiquement, la famille a été divisée en deux sous-familles: (1) les Crotalines présents dans tout le continent américain et dans l'Asie du sud et de l'est, et dont le maxillaire est excavé pour le logement d'un organe sensoriel, l'organe loreal, qui constitue un organe thermorecepteur, sensible aux faibles variations de température, et (2) les Vipérines, chez qui cet organe loreal manque et qui habitent l'Eurasie et l'Afrique. Liem

et al. (1971), en fonction de la morphologie céphalique d'Azemioops, très primitive par rapport au reste des Viperidés, proposent la création d'une troisième sous-famille, les Azemiopines. Ainsi, McDowell (1987), considère lui aussi, trois sous-familles parmi les Viperidés: les Azemiopines, avec un seul genre (Azemioops), caractérisés par l'absence d'organe loreal, par la présence d'un processus choanal (= processus vomérien, dans ce travail) long et mince sur le palatin, et d'une portion ventrale de la crête du préfrontal constituant une cloison médiale et partielle de l'orbite; les Crotalinés, avec environ dix genres, munis d'un organe loreal logé dans une fosse sur le préfrontal et le maxillaire, d'un processus vomerien du palatin réduit à une crête longue et basse et dépourvus de processus postero-médial du préfrontal; les Viperines, avec huit genres, où l'organe loreal, le processus vomerien du palatin et le processus postero-médial du préfrontal manquent.

Les premiers fossiles attribuables à la famille apparaissent dans le Miocène inférieur d'Europe (Hoffstetter, 1962b) et d'Amérique du Nord (Holman, 1981). En Asie, des Viperidés sont aussi présents dans le Miocène inférieur ou moyen (Okhikvadze et al., 1983), tandis qu'en Afrique ils sont présents au Miocène moyen (Rage, 1976).

Parmi les différents gisements étudiés, seule la sous-famille Viperinae, et plus précisément le genre Vipera, semble être représenté.

Sous-famille Viperinae Laurenti, 1768.

Genre Vipera Laurenti, 1768.

Vipera sp.

A l'intérieur du genre Vipera, deux groupes morphologiques sont considérés dans ce travail: le groupe des "Vipères orientales" contenant les espèces de grande taille actuellement présentes en Europe du sud-est,

en Asie centrale et de l'est et en Afrique du nord (V. lebetina, V. mauritanica, V. bornmuelleri, V. latifii, V. raddei, V. palestinae, V. xanthina et V. russelli), et le groupe des "Vipères européennes" constitué par les vipères de petite taille actuellement présentes en Europe (V. aspis, V. latastei, V. ammodytes, V. berus, V. kaznakovi, V. ursinii et V. seoanei). Des représentants de ces deux groupes sont présents dans une partie des gisements étudiés dans ce travail.

Groupe des "Vipères européennes"

(Fig. 83, 84)

1976a, Vipera sp., Clot et al., p. 152 et 158.

1976b, Vipera sp., Clot et al., p. 513.

1977a, Vipera sp. Rage, p. 74 et 78, fig. 2d,e et f.

1984, Vipera sp. Rage in Clot, p. 47.

Ce groupe de vipères se différencie du groupe des "Vipères orientales", par sa plus petite taille (la longueur du centrum vertébral n'excède que très rarement 5mm), et par la morphologie générale des vertèbres précaudales, généralement plus longues et plus étroites que dans ce dernier groupe (Szyndlar, 1987a).

A l'intérieur du groupe, la morphologie des vertèbres, très homogène parmi les différentes espèces, ne permet pas une assignation spécifique précise. Cependant, Szyndlar (1987a) considère deux types morphologiques à l'intérieur du groupe en fonction de la morphologie vertébrale: le groupe constitué par les espèces V. aspis, V. ammodytes et V. latastei (= complexe "aspis" sensu Groombridge, 1980; sous-genre Rhinaspis, sensu Obst, 1983), dont les hypapophyses et les neurépines des vertèbres cervicales sont longues et les neurépines des vertèbres précaudales sont bien définies; le

deuxième groupe serait constitué par V. berus, V. seoanei et V. ursinii (= complexe "berus", sensu Groombridge, 1980; sous-genre Vipera s.s., sensu Obst, 1983), dont les hypapophyses et les neurépinés sont en général moins développées. Ajoutons aussi la présence d'ailes neurales généralement plus élargies postérieurement dans le groupe d'espèces "aspis" que dans celui de "berus", surtout chez V. berus (obs. pers.).

Matériel et localités.-

- Zujar, Pliocène moyen/supérieur (MN 15-16), Grenade, Espagne: deux vertèbres précaudales, Vipera (aspis) sp. (DPUG).
- Mas Gènegals, Pliocène moyen/supérieur (MN 15-16), Pyrénées-Orientales, France: une vertèbre dorsale, Vipera (aspis) sp. (USTL).
- Iles Medas, Pliocène supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: une vertèbre dorsale, Vipera (aspis) sp. (USTL).
- Montoussé 5, Pléistocène inférieur, Hautes-Pyrénées, France: Vipera sp., dont 45 vertèbres dorsales Vipera (aspis) sp., et trois vertèbres dorsales Vipera (aspis) sp. (Coll. Clot).
- Mas Rambault, Pléistocène inférieur, Hérault, France: une vertèbre Vipera sp., groupe non déterminé (USTL).
- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen/Holocène, Alpes-Maritimes, France: un maxillaire gauche Vipera cf. V. ursinii, un articulaire Vipera cf. V. aspis et 246 vertèbres dorsales Vipera sp., dont environ une cinquantaine attribuées à Vipera (aspis) sp. et une vingtaine à Vipera (berus) sp. (IPH).
- Grotte de la Carrière, Gerde, Pléistocène supérieur (Riss-Würm), Hautes-Pyrénées, France: une vertèbre dorsale, Vipera (aspis) sp. (Coll. Clot).

- Grotte du bois du Cantet, Espeche, Boyau 7, Pléistocène supérieur (Wurm 4), Hautes-Pyrénées, France: quatre vertèbres dorsales Vipera (aspis) sp. (Coll. Clot).

- Saint-Paul-trois-Châteaux: Les Moulins, Néolithique moyen (Chasseen), Drôme, France: deux vertèbres dorsales Vipera sp., groupe non déterminé (CAPV).

Vipera ursinii Bonaparte, 1835.

Vipera cf. V. ursinii

Matériel et localité.-

- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: un maxillaire gauche, sol 8 (IPH) (Fig. 83).

Description et discussion.-

Le maxillaire présente les caractères typiques des Vipéridés: os très court ou seul les crochets venimeux, en nombre de deux, sont présents et muni d'un processus dorsal (=processus préfrontal) développé.

Le processus préfrontal, modérément trapu, est plus haut que long. En vue médiale, le foramen dentaire est simple, grand et allongé dorso-ventralement. La crête transverse est horizontale et peu proéminente. En dessous de cette crête, une faible dépression transverse, limitée dorsalement par la crête transverse et non limitée du côté ventrale, reçoit l'extrémité antérieure de l'ectoptérygoïde chez l'animal vivant.

En vue antérieure, le processus préfrontal présente une longue crête dorso-ventrale modérément développée. Un petit foramen circulaire se situe sur la face latérale du processus préfrontal et en position dorsale.

Des deux crochets primitivement présents sur le maxillaire, seul le médial est conservé. Il est tubulaire, avec un canal venimeux à bords antérieurs complètement fusionnés dans presque toute leur longueur. Un foramen dorsale et ovale permet l'entrée du venin. L'extrémité ventrale est cassée; la morphologie de l'orifice de sortie du venin ne peut donc pas être connue.

Parmi les vipères européennes comparées, V. aspis, V. latastei, V. ammodytes, V. berus et V. seoanei ont des maxillaires munis d'un processus préfrontal plus mince et proportionnellement plus haut que chez le fossile, la crête transverse est plus proéminente et la dépression où se loge l'extrémité antérieure de l'ectoptérygoïde est plus développée, plus profonde et généralement bien limitée ventralement. Seul V. ursinii (un seul exemplaire comparé) montre une morphologie semblable au fossile. Néanmoins, quelques différences, dont la valeur systématique reste inconnue, peuvent être observées. Ainsi, chez V. ursinii le processus préfrontal est légèrement plus large à sa base et, en vue médiale, une petite crête relie la portion antéro-dorsale de la crête transverse à la base du foramen dentaire. Chez le fossile, cette crête manque. Le maxillaire est donc attribué à Vipera cf. V. ursinii.

V. ursini présente actuellement une distribution discontinue. En Europe on trouve des populations isolées dans le sud-est de la France, l'Italie centrale, l'est de l'Autriche, la Hongrie, la Roumanie, l'ouest de la Yougoslavie, l'Albanie et la Bulgarie. L'espèce s'étend vers l'est jusqu'à l'Asie Centrale, et existe aussi en Turquie et au nord de l'Iran (Arnold et Burton, 1978). En France, l'espèce est représentée par la sous-espèce V. u. ursinii localisée aux prairies d'altitude de divers massifs méditerranéens, du Taurus occidental aux Alpes méridionales françaises (Brion in Atlas SHF, 1990).

Vipera aspis Linné, 1758.Vipera cf. V. aspis

Matériel et localité.-

- Grotte du Lazaret, Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène, Alpes-Maritimes, France: un articulaire s.l., sol 10 (IPH).

Description et discussion.-

L'attribution de cet élément osseux au genre Vipera, est fondée sur le grand développement de la lame médiale, la présence d'une lame latérale à peine ébauchée et d'un processus rétroarticulaire long et mince.

En vue médiale, la lame médiale est légèrement convexe et sous la surface articulaire destinée au carré, une fosse, large et profonde, est présente. Au fond de cette fosse, deux foramens apparaissent.

Parmi les Vipéridés actuellement présents en Europe occidentale, V. ammodytes présente, au moins, une lame médiale plus développée et plus convexe, tandis que chez V. seoanei, V. berus et surtout chez V. ursinii, cette crête est légèrement plus basse, à limite dorsale moins convexe et, en vue médiale, plus ou moins plate. Seul V. aspis et V. latastei présentent une morphologie semblable. Pour des raisons biogéographiques, V. latastei ne se trouve actuellement que dans la péninsule ibérique et en Afrique du nord, il est fort probable qu'il s'agisse d'un articulaire s.l. appartenant à V. aspis, actuellement présente dans la région considérée. J'attribue donc ce matériel à Vipera cf. V. aspis.

Fossiles attribués au groupe des "Vipères européennes".

Le plus ancien Viperidé attribué à ce groupe de vipères est signalé dans le Miocène inférieur (MN 4) de Dolnice en Tchécoslovaquie (V. antiqua; Szyndlar, 1987a), puis V. cf. aspis, dont l'attribution spécifique semble être douteuse (Szyndlar, sous presse) et V. ammodytes sont mentionnées dans le Miocène supérieur (MN 13) de Pologne (Szunyoghy, 1932).

Au Pliocène, sont signalés cf. Vipera dans le Pliocène de Capo-Manu (Pecorini et al., 1974) et V. ammodytes dans le Pliocène supérieur (MN 16) de Pologne (Szyndlar, 1984). Au Pléistocène, V. berus est mentionnée dans le Pléistocène moyen d'Autriche (Rabeder, 1977), de Roumanie (Bolkay, 1913; Szunyoghy, 1932), de France (Bailon et al., 1988), dans le Pléistocène moyen et supérieur de Pologne (Mlynarski, 1977; Szyndlar, 1984) et d'Angleterre (Newton, 1882; Holman, 1985; Holman et al., 1988; Holman, 1988; Holman et al., 1990) et dans le Pléistocène supérieur d'Allemagne (Brunner, 1957); V. ammodytes, est citée dans le Pléistocène moyen de Grèce et dans le Pléistocène moyen et supérieur de Bulgarie (Szyndlar, sous presse); V. ursinii et V. cf. berus dans le Pléistocène moyen de France (Bailon et al., 1988) et V. latastei dans le Pléistocène supérieur d'Espagne (Bailon, 1986).

D'autres fossiles attribués à Vipera, mais dont l'attribution spécifique n'a pas été établie sont présents dans une très grande partie des gisements pléistocènes d'Europe. Je signale ici seulement ceux qui ont été cités dans la région considérée, c'est-à-dire, la France et l'Espagne. En France, Vipera sp. est signalée dans le Pléistocène inférieur (Clot et al., 1976a et b), dans le Pléistocène moyen (Rage, 1972a) et supérieur (Rage, 1972c, 1977a 1979), tandis qu'en Espagne, le genre est signalé dans le Pléistocène supérieur (Sanchiz, 1980; 1987).

Groupe des "Vipères orientales"

- 1989, cf. Vipera, Bailon, p. 23 et 25, fig. 7c, d, e et f.

Le groupe des "Vipères orientales", constitue un ensemble de serpents de taille moyenne ou grande, dont le centre de distribution actuel correspond à l'Asie centrale; en Europe, elles ne sont présentes que dans les régions du sud-est. Des caractères morphologiques (essentiellement des caractères externes) conduisent Groombridge (1986) à considérer trois groupes morphologiques différents: le groupe V. xanthina, à l'intérieur duquel on trouve les formes V. bornmuelleri, V. latiffii et V. raddai, entre autres, le groupe V. lebetina, et le groupe V. palestinae-V. russelli (Obst, 1983, considère qu'au moins V. russelli constitue un groupe à part du reste des vipères et l'inclut au genre Daboia).

Les vipères orientales, se différencient essentiellement des petites vipères européennes par leur plus grande taille et par la présence de vertèbres proportionnellement plus larges, plus courtes et par un centrum généralement moins convexe et avec des marges latérales mieux définies.

Le plus ancien représentant du groupe provient du Miocène inférieur (MN 4) de Dolnice en Tchécoslovaquie (V. platyspondyla, Szyndlar, 1987a). Puis ces vipères sont présentes dans le Miocène supérieur (MN 9) de Kalfa en Moldavie, URSS (V. sarmatica, Zerova et al., 1987) et de Gritsev en Ukraine, URSS (Vipera sp., Szyndlar, sous-pressé); dans le Miocène supérieur (MN 11) de Kohfidisch en Autriche (V. burgenlandica, Bachmayer et Szyndlar, 1987) et (MN 13) de Polgardi en Hongrie (V. gedulvi, Bolkay, 1913) et de Frunzorka en Ukraine, URSS (Vipera sp., Szyndlar, sous-pressé); dans le Pliocène inférieur (MN 14) de Kuchurgan aussi en Ukraine, URSS (V. kuchurganica, Zerova et al., 1987); le Pliocène moyen (MN 15) de Layna, Espagne (V. maxima, Szyndlar, 1988); dans le Pliocène supérieur (MN

Morphologiquement, elles correspondent à une vertèbre dorsale antérieure, pour la vertèbre de plus grande taille et les autres à des vertèbres dorsales postérieures.

Le vertèbre de plus grande taille, montre les mesures suivantes: 8,4mm de longueur du centrum; 7,5mm de largeur minimale de l'arc neural prise sur l'étranglement interzygapophysaire; 10,4mm de longueur entre les pré- et les postzygapophysies et 13,9 mm de largeur maximale des postzygapophysies. En vue dorsale, le zygosphène est large et avec un bord antérieur légèrement concave. La neurepine est longue, antérieurement elle atteint presque le bord antérieur du zygosphène, et modérément robuste. L'étranglement interzygapophysaire est relativement profond et large. Les synapophysies sont allongées et bien individualisées. La surface articulaire des prézygapophysies est rectangulaire et légèrement inclinée antéro-latéralement. Un processus prézygapophysaire robuste et en pointe émoussée, dépasse modérément les prézygapophysies. Postérieurement, l'encoche médiane de l'arc neural est profonde et les épines épizygapophysaires sont bien développées. Sur l'arc neural, et de chaque côté de la neurepine, l'impression du muscle "interneuralis" (sensu Gasc, 1967 et 1974) est fortement marquée. Sur le zygosphène et de chaque côté de la neurepine, une petite dépression circulaire, dont l'origine ne semble pas être musculaire, mais plutôt ligamentaire, est bien visible.

En vue latérale, la vertèbre est plus haute que longue. La neurepine, partiellement cassée, semble être, au moins, aussi haute que longue et avec des bords antérieur et postérieur légèrement inclinés vers l'arrière. L'impression du muscle "interneuralis" occupe une grande partie de l'arc neural et de la neurepine. La surface articulaire du zygosphène est subcirculaire et de grande taille. La marge latérale (= "margo lateralis") est bien développée et relie les pré- aux postzygapophysies. Le foramen latéral occupe une position centrale et se loge dans une profonde

dépression longitudinale. La marge ventrale (= "margo ventralis") est longue, mais elle n'atteint pas la base du condyle. L'hypapophyse est longue, robuste, avec une limite antérieure sigmoïde et terminée en une pointe de direction postéro-ventrale qui dépasse largement la limite postérieure du condyle. Antérieurement, l'hypapophyse se prolonge en une carène hémale qui atteint la base du condyle. Les diapophyses sont globuleuses, ovales, avec leur plus grand axe dirigé dorso-ventralement, et légèrement plus développées que les parapophyses plates et à contour semicirculaire. Les processus parapophysaires sont longs, robustes et en pointe dirigée antéro-ventralement.

En vue ventrale, le centrum, subtriangulaire, est court, large (surtout antérieurement), à surface ventrale plus ou moins plate et à bords latéraux (= "margo ventralis") nets, bien que convexes et bien visibles. L'hypapophyse se prolonge antérieurement en une carène hémale saillante et élargie vers l'avant où elle atteint la base du cotyle. Les processus parapophysaires, séparés du cotyle par un sillon étroit, sont robustes, presque deux fois plus longs que larges et avec une petite pointe antérieure émoussée. La surface articulaire des postzygapophyses est rectangulaire et dirigée latéralement. Les foramens subcentraux sont très petits et les sillons subcentraux sont ébauchés.

En vue antérieure, le zygosphène montre un bord supérieur modérément robuste. Le cotyle, apparemment circulaire est grand, aussi large que le zygosphène. Les foramens paracotyliens sont logés dans une profonde dépression de chaque côté du cotyle, les prézygapophyses s'inclinent vers le haut, et les processus parapophysaires, plaqués contre le cotyle, sont robustes, longs et en pointe orientée ventralement.

En vue postérieure, l'arc neural est aplati dorso-ventralement, le zyganchtrum est profond et avec de surfaces articulaires développées, le

condyle est grand et circulaire et la surface articulaire des postzygapophyses s'incline vers le haut.

Les vertèbres postérieures se caractérisent par leur plus fort allongement, par la morphologie de leur neurépine, nettement plus longue que haute et par la présence d'un sillon subcentral bien développé et prolongé antérieurement entre le cotyle et la processus parapophysaire correspondant. Le bord antérieur du zygosphène est concave ou trilobé, les impressions du muscle "interneuralis" manquent et les impressions circulaires sur le zygosphène sont ébauchées sur une seule vertèbre, tandis que sur les autres vertèbres elles manquent aussi.

Parmi les vipères orientales fossiles européennes, V. platyspondyla du Miocène inférieur (MN 4) de Tchécoslovaquie (Szyndlar, 1987a, p. 67, fig. 10), dont la morphologie vertébrale est comparable à celle de l'actuelle V. xanthina (Szyndlar, 1987a et b) diffère du fossile par la présence d'une surface articulaire des prézygapophyses ovale, et non rectangulaire comme c'est le cas dans le fossile des îles Medas; les processus parapophysaires sont courts, les bords latéraux du zygosphène sont pointus et l'épine épizygapophysaire manque chez V. platyspondyla (Szyndlar, 1987a). V. sarmanica du Miocène moyen (MN 9) de Moldavie (Zerova et al., 1987, p. 43, fig. 2) présente une hypapophyse moins longue, le centrum semble être plus rectangulaire et muni d'un sillon subcentral plus développé et les surfaces articulaires des zygapophyses sont moins développées que dans notre matériel. Chez V. burgenlandica du Miocène supérieur (MN 11) d'Autriche (Bachmayer et Szyndlar, 1987, p. 36, fig. 6) dont la vertèbre est du type morphologique "lebetina" (Szyndlar, 1987b), la morphologie vertébrale est assez semblable, néanmoins, chez cette dernière espèce, l'hypapophyse est plus droite, les prézygapophyses semblent être moins inclinées vers le haut, les processus parapophysaires sont dirigés ventralement, le cotyle est fortement aplati, les marges latérales du centrum semblent être moins

nettes et les surfaces articulaires des pré- et des postzygapophyses sont moins développées que dans le fossile de Medas. V. kuchurganica du Pliocène inférieur d'Ukraine (Zerova et al., 1987, p. 95, fig. 3), dont la morphologie vertébrale correspond aussi au type "lebetina" (Szyndlar, sous-
presse), est aussi semblable à celle des îles Medas. Cependant, chez V. kuchurganica, l'hypapophyse est plus courte, tout comme les processus parapophysaires, et le zygosphène présente un bord antérieur droit avec des lobes latéraux plus convexes que dans le fossile des îles Medas. Chez V. maxima du Pliocène moyen (MN 15) d'Espagne, la morphologie vertébrale est du type "russelli" (Szyndlar, 1988, p. 698-705, fig. 6 et 7), et possède des vertèbres dorsales postérieures avec une neurepine haute, tandis que dans le fossile de Medas, la neurepine des vertèbres homologues est nettement plus longue que haute. V. gedulyi du Miocène supérieur de Hongrie, n'est connue que par des pièces crâniennes et la morphologie des vertèbres reste inconnue.

Parmi les espèces actuelles, V. xanthina a des surfaces articulaires des prézygapophyses ovales et V. russelli, montre des vertèbres postérieures avec des neurepines hautes, tandis que la morphologie vertébrale du groupe "lebetina" (au moins V. lebetina et V. mauritanica ont pu être comparées) est assez semblable à celle du fossile.

Morphotype B (Vallée de la Canterrane, Fig. 86).-

Les vertèbres montrent une longueur du centrum comprise entre 8,16mm et 9,67mm, tandis que la largeur minimale de l'arc neural mesuré au niveau de l'étranglement interzygapophysaire oscille entre 5,71mm et 7,97mm. Ces vertèbres montrent une morphologie semblable à celle du morphotype A et pourtant très relationnées au type morphologique "lebetina". Cependant, quelques différences morphologiques par rapport aux vertèbres du morphotype A sont dignes d'être signalées. Ainsi, la taille est légèrement supérieur

que celle des vertèbres provenant des îles Medas, leurs processus prézygapophysaires sont légèrement plus longs, surtout dans les vertèbres les plus postérieures, le zygosphène, est toujours trilobé, avec un lobe centrale petit et en pointe, les processus parapophysaires sont plus larges et robustes à leur base en vue antérieure, et plus longs et plus dirigés vers l'avant en vue latérale, l'arc neural est plus aplati et plus convexe en vue postérieure, les impressions musculaires de l'arc neural sont moins prononcées que sur les vertèbres des îles Medas, et le zygosphène manque d'impression ligamentaire.

Morphotype C. - (Balarus III)

Le type de vertèbre a été déjà décrit (Bailon, 1989) et attribué à cf. Vipera. Il s'agit d'une vertèbre dorsale postérieure, allongée, relativement haute, avec un arc neural aplati dorso-ventralement et muni d'ailes neurales postérieures larges et bien développées. Le bord postérieur possède une échancrure médiane étroite et profonde. La neurepine est longue et basse.

En vue ventrale, le centrum, d'environ 5,5mm de longueur, apparaît long et étroit, parcouru par des sillons subcentraux profonds et longs avec des marges latérales très diffuses. De chaque côté, les sillons subcentraux se prolongent antérieurement entre les processus parapophysaires et le cotyle. Les pré- et les postzygapophysys s'inclinent vers le haut, leur surface articulaire semble être elliptique et leur limite interne est bien marquée. Les diapophysys, globuleuses, se détachent très nettement; les parapophysys sont plus réduites et, tout comme les processus parapophysaires, elles se dirigent antéro-ventralement. Le cotyle et le condyle sont circulaires et grands; les foramens subcentraux et paracotyloires sont petits. Les processus prézygapophysys, bien que cassés, semblent être minces et

longs, et le zygosphène, modérément étroit, devait être peu ossifié chez l'animal vivant et présente un bord antérieur fortement échancré.

Donc le morphotype C se distingue du morphotype A et B principalement dans la morphologie des surfaces articulaires des zygapophyses, rectangulaire dans ces deux derniers morphotypes et elliptiques dans le morphotype C, la présence des ailes neurales postérieures élargies et avec une échancrure médiane plus étroite et profonde que dans les morphotype précédents.

Les vertèbres relativement allongées (pour les Vipéridés) et modérément étroites sont caractéristiques du groupe des "vipères européennes" (sensu Szyndlar, 1987); cependant, la taille de la vertèbre de Balaruc II, plus grande, et sa morphologie générale, ne correspondent à aucune des espèces appartenant à ce groupe et qui ont été observées. Il s'agit donc, très probablement d'une vertèbre postérieure correspondant au groupe des "vipères orientales" et dont les relations avec les formes fossiles et actuelles restent encore à élucider. Nous pouvons indiquer néanmoins, que la présence de surfaces articulaires des zygapophyses elliptiques est un caractère qu'on retrouve chez l'actuelle V. xanthina et dans le fossile du Miocène inférieur V. platyspondyla.

Morphotype D (Cova Bonica, Fig. 87).—)

La vertèbre, une dorsale antérieure, est de taille moyenne (longueur du centrum d'environ 5mm) et légèrement plus longue que large. En vue dorsale, l'étranglement interzygapophysaire est bien marqué comme conséquence du fort développement des zygapophyses. La surface articulaire des prézygapophyses, partiellement cassée, est grande, subovale ou carrée et légèrement étirée antéro-latéralement. Le zygosphène est étroit, avec des bords latéraux légèrement surélevés et un bord antérieur concave. Les ailes neurales postérieures sont larges, d'aspect rectangulaire, avec des

limites postérieures plus ou moins droites et une encoche médiane modérément réduite. La neurépine constitue un des éléments les plus caractéristiques de la vertèbre; elle est légèrement plus longue que haute, modérément robuste et avec deux renflements osseux à chaque extrémité. Les processus prézygapophysaires sont minces, courts et en pointe arrondie. Les épines épizygapophysaires semblent manquer.

En vue latérale, la neurépine est légèrement plus longue que haute et munie de deux épaississements, antérieur et postérieur; ce dernier rejoint ventralement et de chaque côté la portion centrale du bord postérieur de l'arc neural. Le foramen latéral, occupe une position centrale et se loge dans une large dépression ovale qui occupe la plus grande partie des parois latérales de la vertèbre. Les marges ventrales sont modérément longues et diffuses; l'hypapophyse est longue (elle dépasse largement la limite postérieure du condyle), presque droite, en pointe postérieure et dirigée postero-ventralement. Les surfaces articulaires du zygosphène sont ovales et bien développées.

En vue ventrale, le centrum est étroit, convexe en coupe transversale, modérément allongé et à marges latérales diffuses. Les sillons subcentraux sont à peine ébauchés; l'hypapophyse se prolonge antérieurement par une carène hémale haute, mince et à bord ventral plus ou moins tranchant; la surface articulaire des postzygapophysies est grande et subcarrée. Antérieurement, le zygosphène dépasse largement le cotyle vers l'avant. Les synapophysies sont cassées, leur morphologie reste donc inconnue.

En vue antérieure, la neurépine montre une extrémité dorsale épaissie; le zygosphène a un bord supérieur mince et des bords latéraux légèrement surélevés; les prézygapophysies sont inclinées vers le haut; les processus prézygapophysaires sont minces; les foramens paracotylaires se logent, de chaque côté du cotyle, dans des profondes dépressions bien individualisées; et le cotyle, partiellement cassé, est bien développé.

En vue postérieure, la neurépine est très robuste, l'arc neural est aplati dorso-ventralement et le zygantrum est très profond.

En plus de la morphologie très particulière de la neurepine, la morphologie du centrum, modérément allongé, étroit et convexe en coupe transversale, celle des ailes neurales postérieures, assez élargies postérieurement, tout comme le fort développement des surfaces articulaires des synapophyses différencient nettement le fossile de Cova Bonica des espèces fossiles et actuelles attribuées à ce groupe de Vipères (les morphotypes A, B et C étant inclus dans cette comparaison). La morphologie du zygosphène, avec des bords latéraux légèrement surélevés et étroit en vue dorsale, rappelle quelque peu celui de V. platyspondyla du Miocène inférieur de Tchécoslovaquie. Chez le fossile de Balaruc II et, bien qu'il s'agisse d'une vertèbre postérieure, les ressemblances avec celui de Cova Bonica sont assez significatives: zygosphène étroit et qui dépasse, en vue ventrale, largement la limite antérieure du cotyle, ailes neurales postérieures larges et centrum allongé, étroit, avec des marges latérales diffuses et convexe en coupe transversale. Il pourrait donc s'agir de vertèbres appartenant à une même espèce et les différences morphologiques existant entre ces deux vertèbres sont dues à la position de chacune sur l'axe vertébral: une vertèbre dorsale antérieure pour le fossile de Cova Bonica, et une vertèbre dorsale postérieure pour celui de Balaruc II.

D'autre part, la morphologie, très particulière, de la neurepine est assez difficile à interpréter. Deux hypothèses s'imposent: (1) ou bien il s'agit d'une structure pathologique et donc, d'un caractère individuel, ou bien (2) il s'agit d'un caractère spécifique constante tout au long de la colonne vertébrale (dans ce cas le rapprochement du fossile de Cova Bonica de celui de Balaruc II serait à exclure) ou soumis à des variations dans la colonne vertébrale (dans ce cas le rapprochement entre les deux fossiles reste toujours valable). La rareté du matériel, deux vertèbres seulement,

ne permet pas de choisir l'une des deux hypothèses. Cependant, et bien que rien ne le prouve, je considère qu'il s'agit plutôt, à Cova Bonica, d'une anomalie que d'un caractère spécifique.

Conclusions

Les deux groupes morphologiques, groupe des "vipères européennes" et groupe des "vipères orientales" (sensu Szyndlar, 1987a et b) sont largement représentés dans une grande partie des gisements étudiés.

Parmi le groupe des "vipères européennes", les types morphologiques "aspis" et "berus" sont présents, au moins, depuis le Pliocène supérieur des îles Medas, Espagne pour le premier type, où il cohabite en sympatrie avec le groupe des "vipères orientales", et depuis le Pléistocène inférieur de Montoussé S en France pour le deuxième groupe. Au Pliocène, ce groupe de petits vipères européennes est faiblement représenté, tandis qu'à partir du Pléistocène il devient plus abondant. D'autre part, un maxillaire provenant de la grotte du Lazaret (Pléistocène moyen allant jusqu'à l'Holocène en France, est attribué à Vipera cf. V. ursinii, tandis qu'un articulaire s.l. provenant de ce même gisement, est attribué à Vipera cf. V. aspis.

Parmi les vertèbres attribuées au groupe des "vipères orientales", au moins deux groupes morphologiques différents sont considérés: un premier groupe (morphotypes A et B) est constitué par les vertèbres provenant des gisements du Pliocène supérieur des îles Medas (MN 16) en Espagne et de la Vallée de la Canterrane (Pliocène sans précision) en France. La morphologie des vertèbres, bien qu'appartenant très probablement à deux espèces différentes, correspond bien à celle que présente le groupe d'espèces "lebetina" (V. burgenlandica du Miocène d'Autriche et V. kuchurganica du Pliocène d'Ukraine incluses); puis un deuxième groupe probablement constitué par les fossiles provenant des gisements du Pliocène supérieur de

Balaruc II (MN 16) et du Pliocene (sans precision) de Cova Bonica, dont les affinites morphologiques restent encore a etablir.

Serpents indéterminés.

Localités et matériel.-

- Sète, Pliocene moyen (MN 15), Hérault, France: deux fragments de dentaires (Morphotype A) et un fragment de dentaire (Morphotype B).
- Iles Medas, Pliocene supérieur (MN 16), Catalogne, Espagne: un articulaire s.l.

Description et discussion.-

(1) Morphotype A (Fig. 88, A).-

Il s'agit de deux petits fragments de dentaires dont le plus grand, presque complet (seule l'extrémité antérieure manque), mesure environ 12mm de longueur totale.

L'os est allongé, avec des bords dorsal et ventral presque droits et faiblement convergents antérieurement. En vue mediale (= linguale), le canal de Meckel semble être ouvert sur toute sa longueur, et antérieurement il occupe une position ventrale. La lame horizontale, modérément large et robuste, s'incline ventralement de telle sorte que le plateau dentaire est inexistant dans la plus grande partie de l'os. Sur le tiers postérieur de l'os, la lame horizontale est plus ou moins transversale et se termine en une pointe postérieure (= processus angulaire, dans ce travail) modérément robuste et émoussée. Un processus postérieur long et étroit en vue dorsale surmontait l'articulaire s.l. chez l'animal vivant.

Au moins seize positions dentaires, serrées les unes contre les autres, peuvent être comptées. Sur la région centrale de l'os, ces insertions dentaires sont relativement hautes, séparées les unes des autres par des septums interdentaires bien développés. Latéralement, une crête dentaire bien développée limite ces insertions. Antérieurement et, surtout, postérieurement, les positions dentaires sont de moins en moins hautes,

tout comme les septums interdentaires, lesquels disparaissent dans la portion la plus postérieure de l'os. A première vue, l'implantation des dents sur la région centrale de l'os semble être du type pleurodonte, tandis que dans les régions antérieure et postérieure, elle serait du type subpleurodonte et subacrodonte respectivement.

En vue latérale (= labiale), un seul foramen mental, grand et ovale, se situe à peu près sur le tiers antérieur de l'os. Une profonde encoche postérieure (= encoche articulaire) est aussi présente. En vue dorsale, l'os est faiblement convexe médialement, et en vue ventrale, le canal de Meckel, ouvert dans toute sa longueur, reste bien individualisé du canal mental par un septum transverse.

Chez les Squamates, la présence d'un seul foramen mental, d'une encoche articulaire profonde, d'un processus angulaire bien individualisé et d'un processus postérieur du dentaire long, constituent un ensemble de caractères qu'on ne trouve que chez les serpents. Cependant, un problème se pose si nous regardons la morphologie des positions dentaires dans la région centrale de l'os. Ainsi, la présence dans cette région d'insertions dentaires serrées les unes contre les autres, modérément hautes, clairement séparées par des septums interdentaires et limitées latéralement par une crête dentaire haute, font penser à une implantation des dents du type pleurodonte, laquelle caractérise une grande partie des Squamates, mais pas les serpents, chez lesquels l'implantation des dents est du type subacrodonte, comme cela est le cas surtout, dans la région postérieure du fossile. Chez quelques serpents actuels, Acrochordus par exemple, la morphologie des insertions dentaires rappelle celle des dentaires fossiles: insertions dentaires de la région centrale et d'une bonne partie de la région antérieure serrées les unes contre les autres mais nettement séparées par des septums interdentaires et crête dentaire relativement haute. L'implantation des dents, avec une base aplatie antéro-

postérieurement chez ce serpent, est du type subacrodonte. Néanmoins, sur un dentaire démunie de dents, l'impression de celles-ci sur le dentaire est profonde. Chez les dentaires fossiles, les dents devaient présenter une morphologie semblable à celle que l'on trouve chez Acrochordus, leur chute laisse une forte impression sur le dentaire laquelle serait accentuée par l'érosion pendant le processus de fossilisation.

Parmi les serpents, un canal ouvert dans toute sa longueur constitue un caractère que l'on rencontre chez les Scolecophidiens et chez les Alethinophidiens primitifs tels que les Aniliidés s.l. et les Xenopeltidés, chez lesquels, le dentaire est court. Il s'agit donc, très probablement, d'un Alethinophidien autre que les Aniliidés s.l. et les Xenopeltidés dont les affinités restent encore à déterminer.

(2) Morphotype B (Fig. BB: B,C).-

Ce dentaire, d'environ 11,5mm de longueur totale, présente un aspect aplati, non incurvé médialement et triangulaire, avec une extrémité antérieure en pointe et démunie de symphyse mandibulaire ossifiée.

En vue médiale, la lame horizontale est large, verticale, sauf à son extrémité postérieure où elle constitue un petit processus angulaire et avec une limite ventrale légèrement sigmoïde. Le canal de Meckel, assez ventral, reste ouvert dans presque toute sa longueur; le dentaire semble se refermer autour de lui sur une petite longueur, à l'extrémité antérieure de l'os.

Au moins vingt positions dentaires sont visibles. Les dents manquent; cependant, elles devaient avoir une implantation du type subacrodonte.

En vue latérale, le foramen mental, unique, est grand et situé à mi-longueur entre l'extrémité antérieure et l'encoche articulaire.

La morphologie générale de l'os, ne correspond à aucun des groupes de serpents comparés, néanmoins, nous pouvons indiquer que la présence d'un

canal de Meckel ouvert dans presque toute sa longueur, rapproche la fossile des familles primitives d'Aléthynophidiens, c'est-à-dire des Henophidiens (sensu Hoffstetter, 1939), à l'intérieur desquelles les Boides du type Erycine semblent présenter le plus grand nombre de ressemblances.

(3) Articulaire s.l.-

Il s'agit d'un os allongé, de petite taille (environ 10mm de longueur totale), d'aspect robuste et avec une portion antérieure à la fosse mandibulaire courte.

En vue dorsale, la portion antérieure de l'os constitue un processus en pointe modérément longue et robuste. La surface dorsale de cette région est plate et l'impression correspondant au processus postérieur du dentaire semble être courte. Un petit processus, plus ou moins en crochet et bien individualisé, est visible sur la face antéro-médiale de l'os; à ce niveau s'effectue, chez l'animal vivant, l'insertion de l'articulaire sur le processus angulaire du dentaire. La fosse mandibulaire, profonde et modérément étroite, est limitée médialement et latéralement par deux crêtes (= crête médiale et crête latérale) robustes et à bord dorsal arrondi en coupe transversale. La surface articulaire pour le carpe est courte et bien limitée antérieurement et postérieurement. Le processus retroarticulaire est court et aplati transversalement. L'impression du coronoïde manque sur ce specimen; le coronoïde devait donc être absent.

En vue latérale, le foramen supraangulaire est grand et assez rapproché de la limite antérieure de la fosse mandibulaire. La crête médiale, faiblement élevée, possède un bord dorsal convexe sur sa moitié antérieure, et la crête latérale, plus basse que la crête médiale, présente un bord dorsal droit. La surface latérale de cette dernière crête est concave en coupe transversale. La crête supraangulaire est bien développée, et le processus retroarticulaire est court et subrectangulaire.

Parmi les différents groupes de serpents comparés, la présence d'une portion antérieure de l'articulaire s.l. courte, tout comme le rapprochement du foramen supraangulaire de la fosse mandibulaire, sont des caractères que l'on trouve dans la presque totalité des serpents primitifs (Henophidiens, sensu Hoffetetter, 1939), tandis que l'absence de coronelle est considérée comme un caractère de Caenophidien (Underwood, 1977). Nous avons donc, un mélange de caractères primitifs et évolués sur un même élément osseux, dont l'attribution systématique reste incertaine. Ajoutons aussi que la présence d'un processus antéro-médial bien développé et individualisé, n'a été observé sur aucun des serpents comparés.

En outre, le rapport des dimensions de la partie antérieure, très courte, et la partie postérieure de cet os, n'a jamais été observé. En conclusion, si l'on peut éliminer les Scolécophidiens, on ne peut attribuer ce fossile à aucun taxon.

DETERMINATION DES PRINCIPAUX ELEMENTS OSSEUX DES TAXONS ETUDIES

URODELES

VERTEBRES DORSALES:

Vertebres allongees, amphicoeles ou opisthocoeles et munies d'un support costal.

+ Vertebre amphicoele, support costal unicipital, carène hemale mince: Mioproteus wezei (Proteïdés)

+ Vertebre opisthocoele, support costal double:
Salamandridés.

- Neurepine haute et surmontee d'une plaque dermique, présence de zygosphène-zygantrum:

Chelotriton pliogenicus

- Vertebre aplatie dorso-ventralement, neurepine longue et basse: Salamandra salamandra

- Arc neural bombe.

+ Neurepine tres basse: Triturus cristatus

+ Neurepine développée: Triturus marmoratus

ANOURES

VERTEBRES DORSALES:

Vertebres courtes, amphicoeles, procoeles ou opisthocoeles, munies de processus transverses simples.

+ Vertebres opisthocoeles, arc neural long:

Discoglossidés.

- Vertebre de taille grande, neurepine longue et basse, pointe postérieure développée, présence d'une

collerette osseuse autour de la base du condyle:

Latonia

- Vertèbre de petite taille, neurepine longue et basse, pointe postérieure développée:

Discoglossus

* Vertèbres procoèles.

- Arc neural long, apophyses transverses des vertèbres postérieures sous les prézygapophyses et dirigées vers l'avant.
 - + Pointe postérieure développée, condyle et cotyle circulaires: Pelobates
 - + Pointe postérieure réduite, condyle et cotyle aplatis: Pelodytes
- Arc neural court.
 - + Centrum développé, parois latérales de l'arc neural courtes et robustes: Bufo
 - + Centrum peu individualisé, parois latérales hautes et minces.
 - o Neurepine réduite ou absente: Hyla
 - o Neurepine généralement présente: Rana

* Vertèbres amphicoèles.

- Arc neural long: jeunes Pelobates
- Arc neural court: 8e vertèbre Rana

VERTEBRES SACRÉES:

* Face antérieure du centrum convexe.

- Apophyses sacrées cylindriques: Rana
- Apophyses sacrées aplaties et élargies.
 - + Apophyses sacrées modérément étendues, deux condyles postérieurs: Discoglossus et Alytes

- + Apophyses sacrées très étendues, un condyle postérieur: Bombina
- * Face antérieure du centrum concave.
- Apophyses sacrées très étendues.
 - + Neurépine généralement présente, vertèbre fusionnée ou non à l'urostyle (dans ce dernier cas, l'articulation avec l'urostyle est monocondylaire):
Pelobates
 - + Neurépine très réduite ou absente, apophyses sacrées plus étendues postérieurement, articulation avec l'urostyle par deux condyles peu différenciés:
Pelodytes
- Apophyses sacrées modérément étendues, articulation avec l'urostyle bicondylaire
 - + Centrum robuste et court, neurépine bien présente:
Bufo
 - + Neurépine réduite, apophyses sacrées grêles:
Hyla

SCAPULUM

- * Court et trapu, aussi haut que large, crête antérieure développée.
- Apophyse acromiale munie d'une protubérance:
Pelodytes punctatus
- Scapulum partiellement cartilagineux: Discoglossidés.
- * Plus haut que large.
- Apophyse glénoïde détachée.
 - + Scapulum très allongé, apophyse acromiale et glénoïde minces: Hyla

- + Scapulum allongé, parfois muni d'une crête antérieure, apophyse glénoïde et acromiale bien développées: Bufo
- Apophyse glénoïde non détachée de l'os.
 - + Bord postérieur de l'apophyse acromiale participant à la formation de la surface articulaire destinée à l'humerus: Pelobates
 - + Bord postérieur de l'apophyse acromiale ne participant pas à la formation de la cavité articulaire: Rana.

HUMERUS

- * Diaphyse droite.
 - Présence de crête paraventrale et condyle déplacé vers l'extérieur.
 - + Crête radiale développée et incurvée ventralement, Dicoglossus
 - + Diaphyse mince, crête radiale non incurvée ventralement, fosse cubitale ouverte du côté radial: Pelodytes
 - Absence de crête paraventrale.
 - + Fosse cubitale absente, condyle déplacé vers l'extérieur: Bombina
 - + Fosse cubitale présente et fermée, condyle dans le prolongement de l'axe diaphysaire: Rana
- * Diaphyse incurvée.
 - Présence de crête paraventrale, condyle déplacé vers l'extérieur.
 - + fosse cubitale ouverte du côté radial: Pelobates

- + Fosse cubitale fermée, condyle et épicondyles fortement développés: Alytes
- Crête paraventrals absente ou très réduite, fosse cubitale fermée: Bufo

ILIONS

- + Présence d'une aile osseuse (= crête dorsale).
 - Aile osseuse basse et incurvée médialement.
 - + "Pars ascends" longue, présence d'un tubercule et d'un sillon interiliaques: Discoglossus
 - + "Pars ascends" courte, absence de tubercule et de sillon interiliaques: Rana temporaria
 - Aile osseuse haute: Rana (autre que R. temporaria).
- + Absence d'aile osseuse.
 - Tubérosité supérieure absente.
 - + Branche antérieure bien incurvée, présence d'un petit tubercule sur le bord dorsal de la "pars ascends", face postéro-médiale lisse: Salodites
 - + Branche antérieure faiblement incurvée, face postéro-médiale striée: Salobates
 - Tubérosité supérieure présente.
 - + "Pars ascends" longue: Alytes
 - + "Pars descendens" très peu visible en vue latérale, tubérosité supérieure présente ou non suivant l'espèce: Bombina
 - + Tubérosité supérieure globuleuse et incurvée latéralement, "pars descendens" élargie antérieurement: Hyla

+ Tuberosité supérieure unilobée ou bilobée, 'gare ascendants' courte: Bufo

SQUAMATES

VERTEBRES DORSALES

Vertèbres procoèles ou amphicoèles, absence d'apophyses transverses (l'articulation costale est portée directement par le centrum).

A) Présence d'articulation du type zygosphène-zygantrum bien développée: Serpents

B) Absence de zygosphène-zygantrum ou si elle existe, elle est nettement moins développée que dans le cas des serpents (articulation nommée pseudozygosphène-pseudozygantrum): Amphisbaenides et lézards.

A) SERPENTS

+ Arc neural plat et dépourvu de neurepine; encoche postéro-médiane de l'arc neural faiblement marquée ou absente; synapophyses simples; centrum étroit et dépourvu de carene hémale; condyle et cotyle ovales; foramens paracotyliens absents; surfaces articulaires des pré- et postzygapophyses orientées dans le sens antéro-postérieur: Scolécophidiens.

+ Absence partielle ou totale des caractères attribués aux Scolécophidiens: Aléthino-phidiens.

ALETHINOPHIDIENS:

1) Absence de foramens paracotyliens, arc neural plat ou faiblement bombé:

* Synapophyses partiellement subdivisées en dia- et parapophyses; neurépine et encoche postéro-médiane absentes; centrum long, convexe et portant une carène hémale haute et mince; processus prézygapophysaires réduits; zygapophyses légèrement inclinées vers le haut: Michauxophis occitanus (Aniliidés s.l.).

* Vertèbres légèrement plus larges que longues; encoche postéro-médiane présente; dia- et parapophyses bien individualisées; centrum court et élargi antérieurement; processus prézygapophysaires courts; condyle et cotyle légèrement aplatis: Erycinés (Boidés).

- Neurépine longue et basse, carène hémale large, écrasée sur le centrum et à marges latérales diffuses: Eryx

- Neurépine modérément haute, carène hémale proéminente, portion postérieure de l'arc neural modérément bombée au-dessus du zyganchrum: cf. Gongylophis

* Vertèbres généralement plus longues que larges; foramens paracotyliens présents.

a) Vertèbres dorsales démunies d'hypapophyse (Colubridés du type Colubriné).

+ Vertèbres de petite taille (longueur du centrum < 5mm:

@ Vertèbres modérément courtes en vue dorsale, arc neural surbaissé, centrum convexe, carène hémale très aplatie et à bords latéraux diffus; condyle et cotyle petits et circulaires: Coronella

@ Vertèbres modérément allongées, arc neural voûté, centrum cylindrique à marges latérales diffuses, carène hémale proéminente, étroite et bien limitée

latéralement, processus prézygapophysaires en pointe arrondie: cf. Macroprotodon

+ Vertèbres dont la taille du centrum dépasse généralement 5mm.

a) Vertèbres allongées, zygapophysées ovales, petites et en pointe mesiale, centrum allongé, faiblement élargi antérieurement et bien limité latéralement, carène hémale longue et mince, ailes neurales postérieures courtes, plus ou moins droites ou légèrement convexes en vue postérieure, épines épizygapophysaires le plus souvent présentes, processus prézygapophysaires longs et coniques:

Malpolon (M. monspessulanus)

a) Vertèbres relativement courtes, centrum triangulaire et bien élargi antérieurement, crêtes interzygapophysaires développées, ailes neurales postérieures larges, carène hémale basse à bord ventral arrondi et rarement plat: Elaphe

a) Vertèbres généralement allongées et graciles, ailes neurales modérément élargies, centrum allongé et triangulaire, carène hémale généralement proéminente et à bord ventral arrondi ou plat: Coluber

b) Vertèbres dorsales munies d'hypapophysées (Colubridés du type Natriciné, Elapides et Vipéridés).

+ Arc neural surbaissé, centrum convexe et à limites latérales diffuses, condyle et cotyle développés, surfaces articulaires des zygapophysées dirigées vers le haut, processus parapophysaires développés: Vipera

+ Arc neural voûté.

@ Vertèbres de grande taille, robustes et relativement allongées, centrum plat, plus ou moins triangulaire et à marges latérales nettes, condyle et cotyle développés, prézygapophysys pyramidales et robustes: Naja

@ Vertèbres de petite taille, centrum étroit, convexe et mal limité latéralement, condyle et cotyle petits: Elapidé indét.

@ Vertèbres de taille moyenne, centrum allongé, avec une surface ventrale plate, sillons subcentraux généralement profonds et bordés par des marges latérales nettes, processus parapophysaires courts, condyle et cotyle petits et circulaires: Natrix

B) AMPHISBAENIDES ET LEZARDS

1) Vertèbres amphicoeles, centrum convexe en coupe transversale et avec une limite ventrale convexe en vue latérale, arc neural avec une profonde encoche antérieure: Gekkonidés.

2) Vertèbres procoeles.

* Neurépine absente ou réduite à un mucron postérieur; arc neural aplati; centrum plat, avec des marges latérales parallèles ou légèrement concaves; processus prézygapophysaires réduits: Elanus (Amphisbaenidés).

* Neurépine présente; arc neural avec profonde encoche antérieure; centrum triangulaire, modérément élargi antérieurement et portant une carene hémale généralement bien développée; zygapophysys petites et bien individualisées; condyle et cotyle aplatis: Agama s.l. (Agamidés).

* Neurépine longue, basse et prolongée postérieurement en une pointe dépassant la limite postérieure des postzygapophyses; arc neural modérément échancré antérieurement; présence de pseudo-zygosphène; centrum modérément allongé, convexe en coupe transversale et à limites latérales faiblement divergentes vers l'avant; carene présente et à morphologie variable, condyle et cotyle aplatis: Scincides.

* Neurepine longue, à développement variable et prolongée en une pointe postérieure qui généralement ne dépasse pas la limite postérieure des postzygapophyses; présence de pseudo-zygosphène; centrum convexe et muni de carene hémale; condyle et cotyle circulaires ou légèrement aplatis: Lacertides.

* Neurépine longue, prolongée en pointe qui ne dépasse pas la limite postérieure des postzygapophyses; absence de pseudozygosphène; centrum plat ou légèrement convexe, bien limité latéralement et le plus souvent lisse; condyle et cotyle aplatis: Anguïdes.

+ Vertèbres de petite taille, marges latérales du centrum parallèles au moins dans la moitié postérieure de leur longueur totale: Anguis.

+ Vertèbre de taille grande ou moyenne, centrum triangulaire à marges latérales divergentes antérieurement: Pseudopus ou "Ophisaurus".

* Neurépine développée; centrum triangulaire, bien limité latéralement, à surface ventrale modérément convexe et lisse; arc neural avec "pars tectiformis" bien individualisée; présence de constriction précondylaire

bien développée; condyle et cotyle très aplatis; surface articulaire du condyle dirigée dorsalement: Varanus (Varanidés).

DENTAIRE.

a) Canal de Meckel entouré par le dentaire.

- * Canal de Meckel entouré par le dentaire dans presque toute sa longueur; ouverture postérieure du canal de Meckel en position médiale; dents pleurodentes, isodentes, cylindriques, monocuspides, en pointe, très nombreuses et très serrées les unes contre les autres: Gekkonides.
- * Canal de Meckel entouré par le dentaire dans les deux tiers de sa longueur totale; ouverture postérieure du canal de Meckel en position ventrale; dents pleurodentes, isodentes, cylindriques, monocuspides, avec des pointes arrondies et une face linguale des apex striée verticalement: cf. Mabuya (Lygosomines, Scincidés).

b) Canal de Meckel ouvert.

- * Dentition hétérodonte, avec un nombre réduit de dents pleurodentes antérieures suivies d'une rangée de dents acrodentes triangulaires plus ou moins tricuspidés; dents acrodentes centrales et postérieures légèrement inclinées en direction postéro-labiale: Agama s.l. (Agamidés).
- * Canal de Meckel largement ouvert en vue médiale; dents pleurodentes, cylindriques, isodentes, généralement bicuspidés ou tricuspidés: Lacertidés.
- * Lame horizontale échancrée (= présence d'épine spléniale); bord postérieur du dentaire muni de trois processus (proc. coronofide, proc. supraangulaire et proc.

angulaire) et trois incisures (inc. coronofide, inc. supraangulaire et inc. angulaire): Anguillidés.

+ Dentaire court, dents subpleurodentes, en crochet, en nombre réduit et espacées: Anguis fragilis.

+ Dentaire allongé, dents subpleurodentes, en crochet, processus coronofide court et robuste, processus supraangulaire plus court que le processus coronofide: "Ophisaurus".

+ Dentaire allongé, dents pleurodentes, cylindriques, monocuspides, robustes, bulbeuses dans la région centrale et avec des apex arrondis: Pseudopus.

+ Dentaire allongé; dents subpleurodentes, pointues, monocuspides, recourbées postéro-medialement et comprimées latéralement, avec rebords antérieur et postérieur tranchants et crénelés et bases élargies et munies de stries longitudinales: cf. Varanus (Varanidés).

* Dentaire court et robuste; dents subpleurodentes, au nombre de 7 ou 8, dents antérieures cylindriques et monocuspides, dents centrales et postérieures coniques, monocuspides à bases élargies et apex dirigés postéro-medialement. Splénial réduit ou absent; bord postérieur avec trois processus (proc. coronofide, proc. supraangulaire et proc. angulaire): Blanus (Amphisbaenidés).

* Dents subacrodentes, bien espacées, canal de Meckel ouvert ou partiellement entouré par le dentaire, un seul foramen labial (= foramen mental), bord postérieur avec une profonde encoche (= encoche articulaire s.l.):
Serpents.

LES HERPETOFAUNES DU PLIOCENE ET DU QUATERNAIRE EN EUROPE OCCIDENTALE

A - PLIOCENE

Les différents gisements provenant du Pliocène moyen et supérieur d'Europe occidentale ont fourni les amphibiens et les reptiles suivants.

En ce qui concerne les amphibiens urodèles: Mioproteus wezei (Proteidés), Chelotriton pliocenicus, Triturus marmoratus et un neurocrâne quelque peu différent de celui que présente cette dernière espèce et attribuée à Triturus cf. T. marmoratus (Salamandridés). Pour les anoures: Latonina sp. et Discoglossus sp. (Discoglossidés), des Pelobatidés proches des actuels Pelobates fuscus et Pelobates cultripes (Pelobates cf. P. fuscus et Pelobates cf. P. cultripes), des représentants du genre Pelodytes (Pelodytidés), morphologiquement semblables à l'espèce actuelle P. punctatus (Pelodytes cf. P. punctatus), Bufo bufo, Bufo cf. B. calamita, Bufo viridis (Bufonidés), et quelques éléments osseux avec une morphologie différente de celle des Bufonidés européens actuels dont l'attribution au genre Bufo, bien que probable, n'est pas toujours démontrée (cf. Bufo), et quelques ilions appartenant au genre Rana (Ranidés) apparentés au groupe des grenouilles vertes (Rana sp.).

Parmi les Squamates, nous trouvons Blanus cinereus (Amphistaenidés) ainsi que quelques pièces rapportées au genre Blanus (Blanus sp. et cf. Blanus), mais dont l'attribution spécifique reste impossible. Deux types morphologiques de Gekkonidés bien différents des espèces européennes actuelles; un représentant très proche du genre actuel Mabuya (Scincidés); Lacerta lepida, tout comme d'autres Lacertidés avec une morphologie de type Lacerta (cf. Lacerta) et du type Podarcis (cf. Podarcis); Anquis fragilis, un représentant du genre Pseudopus, proche de l'espèce fossile P.

pannonicus (Pseudopus cf. P. pannonicus), un dentaire avec des caractères affines au groupe "Ophisaurus" et quelques vertèbres correspondant aux morphotypes Pseudopus et "Ophisaurus". Les Varanides semblent être représentés par deux formes différentes, cf. Varanus du sud de l'Espagne, dont la morphologie vertébrale se rapproche de l'espèce actuelle V. griseus et cf. Varanus du sud-est de France, proche de l'espèce fossile V. marathonensis.

Toujours parmi les Squamates, nous trouvons des serpents appartenant aux Scolecophidiens et dont la morphologie vertébrale s'accorde plus avec les Typhlopidés qu'avec aucun autre Scolecophidien. Les Alethinophidiens sont représentés par Michauxophis occitanus, un Aniliidé apparente au genre Asiatique Cylindrophis, au moins trois types différents d'Erycines (Eryx sp., cf. Eryx et cf. Gongylophis), Coluber sp., cf. Macroprotodon, Malpolon monspessulanus, Coronella cf. C. girondica, Elaphe cf. E. longissima, Elaphe cf. E. scalaris, Natrix cf. N. maura et Natrix cf. N. natrix (Colubridés), Naja sp., au moins deux types morphologiques différents, ainsi qu'un Elapidé indéterminé, autre que le genre Naja, et des représentants du genre Vipera (Vipéridés) correspondant au groupe des vipères européennes et des vipères orientales. Ajoutons, enfin, quelques éléments dont les affinités avec les différents groupes des serpents restent encore à établir (Serpent indét., Colubroidea indét.).

Les taxons mentionnés ci-dessus forment, au moins, quatre types de composants fauniques. (A) Un premier composant regroupant environ 50% des taxons étudiés, dérivé de la faune miocène préexistante, et dont les composants présentent encore un cachet exotique: Mioproteus wezei, Chelotriton pliogenicus, Latonia sp., les Amphisbaenides, Agamides, Anguïdes, le probable représentant du genre Mabuya, les Varanides et très probablement les Erycines du sud-est de la France, les Gekkonides, quelques représentants du genre Naja et les Vipéridés de grande taille appartenant

au groupe des vipères orientales. Cette herpétofaune serait le résultat de l'appauvrissement d'une faune Miocène plus riche d'où seuls les Prosirenidés, les Dicamptodontidés, les Cryptobranchidés et les Palaeobatrachidés, tous des amphibiens, semblent avoir disparu de la région étudiée.

Un deuxième groupe (E) constitué encore par des taxons à caractère exotique, mais qui ne semblent pas dériver de la faune miocène préexistante, mais plutôt être la conséquence d'une immigration tardive d'origine asiatique avant le Pliocène moyen ou supérieur, cas de Michauxophis occitanus, ou d'une immigration de formes nord-africaines, avant la formation du détroit de Gibraltar, c'est-à-dire, avant la fin du Miocène (cela pourrait être le cas de cf. Varanus, cf. Eryx et Naja sp. du sud de l'Espagne). (C) Un troisième groupe constitué par des taxons qui annoncent déjà les composants de l'herpétofaune actuelle (T. marmoratus, DiscoGLOSSUS sp., les différents représentants de Pelobates et de Pelodytes, B. bufo, B. calamita, B. viridis, les représentants du genre Rana, L. lepida et Podarcis, Coluber, Elaphe, Malpolon, Macroprotodon, Coronella, Natrix, et les représentants de petite taille du genre Vipera, et (D), un dernier groupe composé par des taxons dont l'origine et les affinités restent encore à établir.

L'appauvrissement de la faune miocène préexistante, ainsi que l'apparition d'une herpétofaune avec des composants caractéristiques de l'herpétofaune actuelle, est liée, sans doute, à des changements climatiques. Le climat du Miocène étant du type tropical à subtropical chaud et humide (Bessedik et al., 1985), subit une dégradation bien observable à partir du Pliocène moyen. Le climat, encore de type subtropical et chaud, connaît une augmentation de l'aridité, avec, très probablement un rallongement de la période estivale, une diminution de l'humidité ainsi que des températures, ces dernières restant toujours

élémentes. Bien entendu, cette dégradation climatique, est suivie d'une diminution de la couverture végétale, avec l'existence d'un paysage ouvert à végétation clairsemée du type savane ou steppe, avec des régions sablonneuses ou caillouteuses (Michaux, 1971; Sino et Vernet, 1975; Michaux, 1982, entre autres). Dans ce type de biotope nous trouvons actuellement les Agamidés européens, ainsi que la plupart des Agamidés de l'Asie occidentale et de l'Afrique du Nord, les Scolecophidiens du type Typhlopide, les Erycinés, les Anguidés du genre Pseudopus, et les Colubridés tels que M. monspessulanus, E. scalaris, C. girondica. Bien entendu, la présence de points d'eau semble être obligée, assurant dans l'environnement une humidité suffisamment élevée et permettant le développement des amphibiens, ainsi que la présence de quelques squamates adaptés à des biotopes plus humides.

Bien que relativement élevé, au Pliocène, le nombre des taxons, et surtout le nombre d'éléments squelettiques attribués aux amphibiens, est nettement inférieur à celui attribué aux Squamates pour cette même période. Cette différence quantitative, peut très bien s'expliquer en fonction des conditions climatiques exposées ci-dessus. Ainsi, les reptiles sont, en général, des animaux fondamentalement thermophiles, dont les principales fonctions physiologiques ne peuvent s'effectuer qu'à des températures relativement élevées. Les amphibiens sont, au contraire des reptiles, fort peu thermophiles, mais étroitement dépendants de l'humidité, humidité élevée pour les adultes des espèces terrestres, eau libre pour les espèces aquatiques et la plupart des larves. L'existence d'un climat subtropical chaud et sec, aurait donc favorisé un épanouissement des reptiles, et plus précisément des Squamates, au détriment des amphibiens, très influencés par la présence ou non d'eau, et qui resteraient plus ou moins cantonnés aux environs des points d'eau.

Si on compare l'herpetofaune du Pliocène de l'Europe occidentale à celle d'autres gisements d'âge similaire de l'Europe centrale, on observe une nette différence dans la composition des espèces. Ainsi, la plus grande partie de l'herpetofaune d'Europe centrale, présentait déjà un cachet nettement européen, ou la plupart des taxons de la faune medio-européenne actuelle étaient déjà représentés, et seuls quelques taxons actuellement disparus restaient encore en place (M. wezei, Ch. paradoxus, Palaeobatrachus, Pliobatrachus, Eopelobates et Latonia). Les Agamides, Gekkonides, Varanides, Scincides, Amphisbaenides, Erycinés, Elapides et les Vipérides de grande taille étant absents dans cette région. La dégradation climatique durant le Pliocène en Europe centrale s'est effectuée, très probablement, dans le sens d'une diminution importante des températures, tandis que l'humidité devait rester toujours élevée. La grande abondance d'amphibiens, tout comme la disparition massive des Squamates à caractère exotique appuie cette hypothèse. Une migration vers le sud des taxons exotiques s'est donc mise en place, ces derniers trouvant refuge en Europe occidentale pendant le Pliocène moyen et supérieur.

B - QUATERNAIRE

Au Quaternaire, les amphibiens et les reptiles signalés dans cette étude sont les suivants: S. salamandra, T. cristatus et T. marmoratus (Salamandridés); DiscoGLOSSUS sp. et A. obstetricans (Discoglossides); P. cultripes et P. fuscus (Pelobatides); P. punctatus (Pelodytides); B. bufo, B. calamita et B. viridis (Bufonides); Hyla sp. (Hylides); R. temporaria, Rana sk. R. esculenta et probablement R. dalmatina (Ranides); T. mauritanica et H. turcicus (Gekkonides); Chalcides cf. Ch. chalcides (Scincides); L. lepida, Lacerta aff. L. lepida, Lacerta cf. L. viridis, ainsi que des dentaires à morphologie du type Lacerta et du type Podarcis-

Psammotromus (Lacertides); A. fragilis et un inattendu représentant du genre Pseudopus (Anguides); C. viridiflavus, M. monspessulanus, Coronella cf. C. austriaca, Coronella cf. C. girondica, E. longissima, un représentant de Elaphe proche de cette dernière espèce (Elaphe aff. E. longissima), E. scalaris, N. maura et N. natrix (Colubrides), et des Viperides attribués au groupe d'espèces V. aspis et V. berus et très probablement V. ursinii.

Deux événements sont à signaler pendant cette période: (A) la disparition presque totale des taxons exotiques qui caractérisaient le Pliocène, et (B) l'implantation de l'herpetofaune actuelle. Cette dernière est constituée par des espèces déjà présentes au Pliocène (principalement des espèces à caractère méditerranéen) et par des espèces immigrantes, principalement d'origine medio-européenne, telles que E. temporaria, E. austriaca et très probablement E. longissima, S. salamandra et C. viridiflavus. Ajoutons, bien entendu, quelques formes (Lacerta aff. L. lepida et Elaphe aff. E. longissima) dont les relations phyletiques avec les espèces actuelles restent à établir. S'agit-il de formes différentes des espèces actuelles?, s'agit-il de variations ontogéniques liées à la taille ou à l'âge? ou bien au Pléistocène inférieur et moyen, quelques espèces présentaient-elles un spectre de variabilité morphologique plus large que celui qu'elles présentent actuellement?. Une étude approfondie sur la variabilité morphologique et sur l'ontogénèse des espèces actuelles, jusqu'à présent fort peu étudiées, pourra, peut-être donner une réponse à ces différentes questions.

Le rôle précis des glaciations sur la mise en place de l'herpetofaune actuelle, reste encore à établir. Les études consacrées aux faunes d'amphibiens et reptiles du Pléistocène, et plus précisément celles du Pléistocène inférieur, sont encore rares et éparées. Cependant, à l'échelle locale, et là où la séquence stratigraphique d'un gisement le permet, des

renseignements concernant l'histoire du paléoenvironnement d'un site, peuvent être tirés. Ainsi, dans le gisement de la grotte du Lacaret, dont la séquence stratigraphique va du Pléistocène moyen jusqu'à la période actuelle, on observe une première phase, la plus ancienne, à caractère chaud, où quelques composants de la faune méditerranéenne sont présents. Une deuxième phase de plus longue durée à caractère plus froid et plus humide dont R. temporaria, B. bufo, B. calamita, A. fragilis et le genre Vipera sont largement représentés, puis une troisième phase à climat plus chaud et sec où R. temporaria, A. fragilis et Vipera deviennent très rares, tandis que les espèces méditerranéennes T. mauritanica, H. turcicus, M. monspessulanus et E. scalaris constituent la partie la plus importante du matériel récolté. A Font-Juvenal (d'âge Néolithique), des composants méditerranéens n'apparaissent que dans les couches correspondant au Néolithique récent. Dans ce dernier gisement, tout comme dans les gisements de la Combe Grenal (Pléistocène supérieur), La Roberte (Néolithique moyen) et dans les fosses médiévales des Moulins, la présence, assez importante, de représentants du genre Pelobates et de B. calamita, fait penser à l'existence d'une zone découverte, peut-être marécageuse et d'un sol sablonneux et profond. Ce type de milieu correspond à celui que l'on trouve actuellement dans les terrasses fluviatiles paysage, lui, différent de celui qui devait exister dans le Pléistocène inférieur et moyen de Montoussé où l'ensemble des amphibiens et des reptiles est plus du type montagnard, avec une couverture végétale du type bois ou forêt.

Du point de vue biogéographique, un représentant du genre Pseudopus, genre actuellement absent en Europe occidentale, était encore présent dans le Pléistocène moyen de Montoussé 3. B. viridis, est signalé dans le Pléistocène moyen ancien de Terra Amata (Alpes-Maritimes), région dans laquelle l'espèce est aujourd'hui absente. Le gisement du Pléistocène supérieur de la Combe Grenal (Dordogne), constitue la localité la plus

meridionale ou T. cristatus et P. fuscus ont été mentionnés. Au Néolithique moyen, P. cultripes et E. scalaris avaient déjà pénétré la vallée du Rhone jusqu'à Montelimar. V. ursinii, espèce typiquement steppique, et probablement V. herus, semblent présenter au Pléistocène une aire de distribution dont la limite meridionale était située plus au sud que celle de la distribution actuelle.

CONCLUSIONS FINALES

Le Pliocène et le Quaternaire d'Europe occidentale, constituent deux périodes nettement différenciables l'une de l'autre du point de vue de leur herpétofaune. Le Pliocène avec une faune d'amphibiens et reptiles à cachet encore subtropical, le Quaternaire caractérisé par l'implantation de l'herpétofaune actuelle.

Les Proteïdés, les genres Chelotriton (Salamandridés) et Latonia (Discoglossidés), les Lygosomines (Scincidés), Varanidés, Scolécophidiens, Aniliidés, Erycines (Boidés), Elapidés et les Vipéridés du groupe des *Vipères* orientales, tous présents dans le Pliocène d'Europe occidentale, mais absents au Quaternaire, peuvent être considérés comme des groupes guides pour marquer la limite plio-pléistocène dans la région étudiée. Ajoutons aussi les Amphisbaenidés pour le sud-est de la France.

Les taxons existant dans le Pliocène, tout comme la plus grande proportion des taxons reptiliens par rapport aux amphibiens, dénote la présence d'un climat subtropical chaud et sec pendant cette période, tandis qu'un refroidissement général, ainsi qu'une augmentation de l'humidité, semblent marquer le Quaternaire depuis son début.

L'herpétofaune du Pliocène d'Europe occidentale est le résultat (A) de l'appauvrissement de la faune miocène préexistante, (B) d'une immigration tardive d'origine asiatique et nord-africaine et (C) d'une immigration pliocène des taxons d'Europe centrale. Au Quaternaire, la faune dérive principalement des taxons du type méditerranéen et médio-européen déjà présents au Pliocène et des immigrants médio-européens.

L'Europe occidentale constitue pendant le Pliocène un refuge pour la plupart des taxons présents pendant le Miocène en Europe centrale.

Au Pléistocène supérieur, pratiquement tous les composants de l'herpétofaune actuelle étaient déjà en place, et seules quelques

variations dans leur distribution peuvent être considérées. Tandis qu'au Pléistocène inférieur et moyen, un représentant du genre Pseudopus, genre actuellement absent de la région, était encore présent en France. Le rôle des glaciations sur la mise en place et sur les déplacements successifs de l'herpétofaune actuelle, reste encore à établir.

REMARQUES FINALES

Il est évident que ce travail ne constitue pas un apport définitif à la connaissance de l'herpétofaune Plio-Quaternaire d'Espagne et de France; si on tient compte du potentiel des gisements pliocènes et quaternaires, cette étude reste même très partielle. Cependant, il doit être considéré comme le point de départ d'une série d'études ultérieures portant sur un nombre de gisements plus important, surtout pour les périodes les plus anciennes, ainsi qu'un quadrillage plus uniforme de la région étudiée. C'est en fonction de cela, que des conclusions plus précises pourront être tirées sur le paléoenvironnement, l'histoire évolutive des espèces, leur distribution dans le temps et dans l'espace, ainsi que, pour le Quaternaire, les interactions qui ont pu avoir lieu entre ces animaux et l'homme.

Bien entendu, un travail parallèle englobant toutes les espèces actuelles (écologie, morphologie osseuse et sa variabilité, ontogénèse, données squelettochronologiques, interactions entre les différentes espèces, etc...) devra être poursuivi.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBERDI M.T., MORALES J., MOYA S. et SANCHIZ F.E. (1981).- Macrovertebrados (Reptilia y Mammalia) del yacimiento finimioceno de Librilla (Murcia). Estudios geol., 37: 307-312.
- ALCOVER J., MOYA-SOLA S. et PONS-MOYA J. (1980).- Els estrangers vertebrats de les Balears pre-humanes. Ciència (Rev. Cat. Ciència y Tecnologia), 4: 35-38.
- ALCOVER J.A., SANDERS E. et SANCHIZ F.E. (1984).- El registro fósil de los sapos parteros (Anura, Discoglossidae) de Baleares. In: H. Hemmer et J.A. Alcover (eds.), Historia Biológica del Ferreret (Balearophryne muletensis). Ed. Moll, Palma de Mallorca, 109-121.
- ALFÉREZ DELGADO F. et BREA LOPEZ P. (1981).- Estudio preliminar de los restos de Peces, Anfíbios y Reptiles del yacimiento Mioceno de Córcoles (Guadalajara). Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.), 79: 5-20.
- ANDRADA J. (1980).- Guía de campo de los anfibios y reptiles de la península ibérica. Omega S.A. (eds.), 159pp.
- ANTHONY J. (1955).- Essai sur l'évolution anatomique de l'appareil venimeux des Ophidiens. Annals. Sci. nat. (Zool.), 11(17): 7-53.
- ANTUNEZ M.T. et RAGE J.C. (1974).- Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne, XIV- Quelques Squamata (Reptilia). Bol. Soc. Geol. Port., 19: 47-60.
- ARNOLD E.N. (1973).- Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera Lacerta, Algyroides and Psammodromus (Reptilia, Lacertidae). Bull. British Mus. (Nat. Hist.), 25: 291-366.
- ARNOLD E.N. et BURTON J.A. (1978).- Tous les reptiles et amphibiens d'Europe en couleur. Bordas (eds.), Paris, 271pp.

- AUGÉ M. (1986).- Les Lacertiliens (Reptilia, Squamata) de l'Eocene supérieur et de l'Oligocène ouest européens. Thèse 3e.Cycle, Paris VII, 218pp.
- AUGÉ M. (1988a).- Revision du lézard Uromastix europaeus (Reptilia, Lacertilia) de l'Oligocène français. Analyse fonctionnelle de l'appareil masticateur du genre Uromastix et implications paléoécologiques. Revue de Paléoécologie, Genève, 7(2): 317-325.
- AUGÉ M. (1988b).- Une nouvelle espèce de Lacertidae (Sauria, Lacertilia) de l'Oligocène français: Lacerta filholi. Place de cette espèce dans l'histoire des Lacertidae de l'Eocene supérieur au Miocène inférieur. N. Jb. Geol. Palaont. Mh., Stuttgart, 8: 464-478.
- AZZAROLI A. (1981).- Cainozoic mammals and the biogeography of the island of Sardinia, western Mediterranean. Elsev. Sc. Publ. Company, 107-111.
- BACHMAYER F. et SZYNDLAR Z. (1985).- Ophidians (Reptilia: Serpentes) from the Kohfidisch Fissures of Burgenland, Austria. Ann. Naturhist. Mus. Wien, 87(A): 79-100.
- BACHMAYER F. et SZYNDLAR Z. (1987).- A second contribution to the ophidian fauna (Reptilia: Serpentes) of Kohfidisch, Austria. Ann. Naturhist. Mus. Wien, 88(1): 25-39.
- BAILON S. (1986).- Los anfibios y los reptiles del yacimiento de Cueva-Horá (Darro, Granada). Antrop. y Paleocool. humana, 4: 131-155.
- BAILON S. (1987).- Les plus récents Agamidae fossiles de l'Europe occidentale et centrale (Pliocène supérieur de Seynes, France). Bull. Soc. Herp. Fr., 42: 1-4.
- BAILON S. (1988).- Un Aniliidé (Reptilia, Serpentes) dans le Pliocène supérieur européen. C. R. Acad. Sci., Paris, 306(II): 1255-1258.
- BAILON S. (1989).- Les Amphibiens et les Reptiles du Pliocène supérieur de Balaruc II (Hérault, France). Palaeovertabrata, Montpellier, 19(1): 7-28.

- BAILON S., BOUR R. et RAGE J.C. (1988).- Quand les espèces de l'herpétofaune française sont-elles apparues? Bull. Soc. Herp. Fr., 45: 1-8.
- BAILON S. et HOSSINI S. (1990).- Les plus anciens Bufonidae (Amphibia, Anura) d'Europe: les espèces du Miocene français. Ann. Paleont. (Vert.-Invert.), 76(2): 121-132.
- BALLASINA D. (1984).- Guide des amphibiens d'Europe dans leur milieu naturel. Eds. Duculot, 139pp.
- BAREADILLO L.J. (1989).- Los Reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Plio-pleistocénicos de la cuenca de Guadix-Baza (sudeste español), pp. 151-165. In: Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza (M.T. Alberdi et F.B. Bonadonna eds.). Trab. Neog. Quat., Mus. Nac. Cien. Nat., 11: 356pp.
- BAREADILLO L.J. et SANZ J.L. (1983).- Análisis osteométrico de las Regiones Sacra y Presacra de la Columna vertebral en los Lagartos Ibéricos Lacerta viridis Laurenti, Lacerta lepida Daudin y Lacerta schreiberi Bedriaga. Amphibia-Reptilia, 4: 215-239.
- BASOĞLU M. et ZOĞLU S. (1964).- Morphological and osteological studies in Pelobates syriacus from Izmir region, western Anatolia. Genckent. biol., 45: 233-242.
- BELLAIRS A. (1969).- The life of Reptiles. Richard Carrington (ed.), London, vol. II, 590pp.
- BESSEDIK M., AGUILAR J.P., CAPPETA H. et MICHAUX, J. (1985).- Le climat du Néogène dans le sud de la France (Provence, Languedoc, Roussillon), d'après l'analyse des faunes (Rongeurs, Sélaciens) et des flores polliniques. Paleobiol. cont., XIV(2): 181-190.
- BOGERT C.M. (1943).- Dentitional phenomena in cobras and other elapids with notes on adaptive modifications of fangs. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 81: 285-360.

- BOGERT C. (1964).- Amphisbaenids are a taxonomic enigma. Nat. Hist., 73: 17-24.
- BOHME G. (1977).- Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas und Rana von Skelettelementen. Wiss. Zeit. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat., Berlin, 26(3): 283-300.
- BOHME G. (1983).- Skelettreste von Amphisbien (Urodela, Salientia) aus dem fossilen Tierbiantensystem von Pisede bei Malchin. Teil I: taxonomie und Biostratonomie. Wiss. Zeit. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat., Berlin, 32(6): 657-670.
- BOHME G. et GUNTHER R. (1974).- Osteological studies in the European water frogs Rana ridibunda, Rana lessonae and Rana lessonae (Anura, Ranidae). Mitt. Zool. Mus. Berlin, 55(1): 203-215.
- BOHME W. (1981).- Amphisbaenidae - Doppelschleichen. In: W. Bohme (ed.), Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden, Akademische Verlag, 275-276.
- BOHME W., ROCEK Z. et SPINAR Z.V. (1982).- On Pelobates decheni Throssel, 1861, and Zaphrissa eurytelis Cope, 1866 (Amphibia: Salientia: Pelobatidae) from the Early Miocene of Rott near Bonn, West Germany. Journ. Verteb. Paleont., 2(1): 1-7.
- BOLKAY S.J. (1911).- On the pleistocenic predecessor of Rana fusca Ros. Mitt. Jahrb. Konig. Ungar. Geol. Reichsanst., Budapest, 19(3): 155-160.
- BOLKAY S.J. (1913).- Additions to the fossil Herpetology of Hungary from the Pannonian and Praeglacial Period. Mitt. Jahrb. Konig. Ungar. Geol. Reichsanst., Budapest, 21(7): 217-230.
- BOLKAY S.J. (1919).- Osnove uporedne osteologije anurskih batrahija. Glasnik Zemal. Muz. Bosni Hercegov., 277-357.
- BOLKAY S. (1928).- Die Schadel der Salamandrinen, mit besonderer Rücksicht auf ihre systematische Bedeutung. Zeit. Anat., 86: 259-319.

- BONS J., CHEYLAN M. et GUILLAUME C. (1984).- Les reptiles méditerranéens. Bull. Soc. Herp. Fr., 29: 7-17.
- BORKIN L.J. et ANISSIMOVA E.V. (1987).- The vertebral structure and vocal sacs in the caucasian parsley frog (Pelodytes caucasicus) and its taxonomic position. Proc. Zool. Ins., Leningrad, USSR Acad. Sci., 158: 59-76 (en russe).
- BORSUK-BIALYNICKA M. (1978).- Eopelobates leptocolaptus sp.n.- the first Upper Cretaceous pelobatid frog from Asia. Paleont. Pol., 38: 57-63.
- BOULENGER G. (1884).- Synopsis of the families of exting Lacertilia. Ann. Mag. Nat. Hist., 5(14): 117-122.
- BOULENGER G. (1895).- Catalogue of the lizards in the British Museum Natural History, vol. I et II: British Museum, London.
- BOULENGER G. (1896).- Catalogue of the lizards in the British Museum Natural History, vol. III, London.
- BRANDY L.M. et JAEGER J.J. (1980).- Les échanges de faunes terrestres entre l'Europe et l'Afrique nord-occidentale au Messinien. C. R. Acad. Sci., Paris, 291(D): 465-468.
- BRUNNER G. (1956).- Nachtrag zur Kleinen Tenfelshöhle bei Pottenstein (Oberfranken). Ein Übergang von der letzten interglazialen Riß-Würm-Warm-fauna zur Würm-I-Kalt-fauna. Neues Jb. Geol. Pal. Monatsh., 75: 100.
- BRUNNER G. (1957).- Die Breitenberghöhle bei Gössweinstein/OfR. Neus Jb. Geol. Pal. 114(7/9): 352-378; 385-403.
- BULLET P. (1942).- Beiträge zur Kenntnis des Gebisses von Varanus salvator Laur. Viertel. Naturf. Gesell. Zürich, 87: 139-192.
- BUSACK S.D. (1986a).- Biochemical and morphological differentiation in Spanish and Moroccan populations of Discoglossus and the description of a new species from southern Spain (Amphibia, Anura, Discoglossidae). Ann. Carnegie Mus. 55(3): 41-61.

- BUSACK S.D. (1986b).- Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. Natl. Geogr. Res., 2: 17-35.
- BUSACK S.D. (1988).- Biochemical and Morphological Differentiation in Spanish and Moroccan Populations of Bianus and the Description of a New Species from Northern Morocco (Reptilia, Amphisbaenia, Amphisbaenidae). Copeia, 1: 101-109.
- CABLE J.E. (1987).- Geographic distribution. In: R.A.Seigel, J.T.Collins et S.S.Novak (eds.). Snakes. Ecology and Evolutionary Biology. McMillan Publ., New York, 77-105.
- CAMP C. (1923).- Classification of the lizards. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 48: 289-481.
- CANTET M., CLOT A., GEAY A., GRANIER J., JEANNET M., MARSAN G., MOURE C. et RAGE J.C. (1978).- Le gisement du Paléolithique supérieur de la Brette 2, à Condom (Gers). Ext. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 114(3/4): 332-359.
- CAPULA M., NASCETTI G., LANTA B., BULLINI L. et CHESPO E.B. (1985).- Morphological and generic differentiation between the Iberian and the other west Mediterranean Discoglossus species (Amphibia, Salientia, Discoglossidae). Monit. Zool. Ital., 19: 69-90.
- CASTANET J. (1975).- Quelques observations sur la présence et la structure des marques squelettiques de croissance chez les Amphibiens. Bull. Soc. Zool. Fr., 100(4): 603-620.
- CHKIKVADZE V.M., SHAMMAKOV S.S. et ZEROVA G.A. (1983).- Materials to the formation history of Squamata fauna of Middle Asia and Kazakhstan. Izv. Akad. Nauk. Turkm., SSR, 2: 3-8 (en Russe).
- CLOT A., BROCHET G., CHALINE J., DESSE G., EVIN J., GRANIER J., MEIN P., MOURER-CHAUVIRE C., OMNES J. et RAGE J.C. (1984).- Faune de la grotte

préhistorique du bois du Cantet (Espeche, Hautes-Pyrénées, France).

Muniba, San Sebastian, 36: 33-50

CLOT A., CHALINE J., JAMMOT D., MOURIER-CHAUVIRE C. et RAGE J.C. (1976a).-

Les poches ossifères du Pléistocène moyen et inférieur de Montoussé (Hautes-Pyrénées). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 112(1-2): 146-161.

CLOT A., CHALINE J., HEINTZ E., JAMMOT D., MOURIER-CHAUVIRE C. et RAGE J.C.

(1976b).- Montoussé-5 (Hautes-Pyrénées), un nouveau remplissage de fissure à faune de vertébrés du Pléistocène inférieur. Geobios, 9(4): 511-514.

COOPER J.S., POOLE D.F.C. et LAWSON R. (1970).- The dentition of agamid lizards with special reference to tooth replacement. J. Zool., 163: 85-98.

CROCHET J.Y., HARTENBERGER J.L., RAGE J.C., REMY J.A., SIGE E., SUDRE J. et VIANEY-LIAUD M. (1981).- Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la "Grande Coupure" découvertes dans les Phosphorites du Quercy. Bull. Mus. nat. Hist. nat., 30(3): 145-266.

CRUSAFONT M. et VILLALTA J. (1952).- Sobre los pequeños reptiles y anfibios del Mioceno del Vallés-Penedés. Estud. Geol., 8: 213-223.

DAREVSKY I. et TSHUMAKOV I. (1962).- A new Pleistocene species of the lizard Ablepharus from the Rudny Altai. Pal. Zurnal, 1: 127-130.

DEEMARQ G., BALLESSINO R., RAGE J.C., GUERIN C., MEIN P. et MEON H. (1983).- Données Paléoclimatiques du Néogène de la Vallée du Rhône (France). Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleocol., 42: 247-272.

DEPERET C. (1890).- Les animaux pliocènes du Roussillon. Mém. Soc. Géol. Fr. (Paleontol.), 3: 195pp.

DUBOIS A. (1984).- Liste commentée des taxons supérieurs d'amphibiens anoures du Monde. In: La nomenclature supragénérique des amphibiens anoures. Mem. Mus. nat. Hist. nat., A(Zool.), 131: 57pp.

- DUBOIS A. (1985).- *Miscellanea nomenclatorica batrachologica* (VII). Alytes, 4(2): 61-78.
- EDMUND A.G. (1969).- Dentition. In: C. Gans, A. Bellairs et T. Parsons (eds.), *Biology of the Reptiles*. Academic Press, New-York I: 117-195.
- ESTES R. (1964).- Fossil vertebrates from the late Tretaceus Lance Formation, eastern Wyoming. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 49: 1-180.
- ESTES R. (1969a).- Die Fauna der Miozanen Spaltenfüllung von Neudorf an der Marc (CSSR). Reptilia (Lacertilia). Österreich. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., I(178): 77-82.
- ESTES R. (1969b).- A scincoid lizard from the Cretaceous and Paleocene of Montana. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., Breviora, 331: 1-9.
- ESTES R. (1970).- New fossil Pelobatid Frogs and a review of the genus Epelobates. Bull. Mus. Comp. Zool., 139: 293-340.
- ESTES R. (1981).- Gymnophiona, Caudata. *Handbuch der Paläoherpetologie*, part. 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 115pp.
- ESTES R. (1982).- Caudata. In: Mlynarski M., Szyndlar Z., Estes R. et Sanchiz F.B., Lower vertebrate fauna from the Miocene of Opole (Poland). Estud. Geol., 38: 103-119.
- ESTES R. (1983).- Sauria terrestria, Amphisbaenia. *Handbuch der Paläoherpetologie*, part. 10a. Gustav Fischer, Stuttgart, xxii+249 pp.
- ESTES R. (1984).- Caudata. In: Mlynarski M., Szyndlar Z., Estes R. et Sanchiz F.B., Amphibians and Reptiles from the Pliocene locality of Weze II near Dzialozyn (Poland). Acta Paleont. Pol., Varsovie, 29(3-4): 209-226.
- ESTES R. et DAREVSKI I. (1977).- Fossil amphians from the Miocene of the Nord Caucasus, USSR. Journ. Palaeont. Soc. India (Orlov Mem. Vol.), 20: 164-169.
- ESTES R., HECHT M. et HOFFSTETTER R. (1967).- Paleocene amphibians from Cernay, France. Amer. Mus. Novit., 2295: 1-25.

- ESTES R. et HOFFSTETTER R. (1976).- Les Urodèles du Miocene de la Grive-Saint-Alban (Isère, France). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris (Sci. Terr.), 3e serie, 57: 398-343.
- ESTES R., QUEIROZ de K. et GAUTHIER J. (1988).- Phylogenetic relationships within Squamata, pp: 119-281. In: R. Estes and G. Pregill (eds.), Phylogenetic relationships of the lizard families. Stanford Univ. Press, Stanford, California.
- ESTES R. et REIG O. (1973).- The Early Fossil Record of Frog: A review of the Evidence. In: J.L. Vial (Ed.), Evolutionary Biology of the Anurans. Univ. Missouri Press, 11-63.
- ETHERIDGE R. (1967).- Lizard Caudal Vertebrae. Copeia, 4: 699-721.
- ETHERIDGE R. et QUEIROZ de K. (1988).- A phylogeny of Iguanidae pp: 283-368. In: R. Estes et G. Pregill (eds.), Phylogenetic relationships of the lizard families. Stanford Univ. Press, Stanford, California.
- EVANS S.E., MILNER A.R. et MUSSETT F. (1990).- A Discoglossid frog from the Middle Jurassic of England. Palaeontology, 33(2): 299-311.
- EWALD Ph.- (1984).- Contribution à l'histoire naturelle de l'île de Chypre: Les Reptiles. Biocosme mésogéen, 1(3): 71-92.
- EWALD P. (1990).- Elaphe scalaris p. 157. In: Atlas de repartition des Amphibiens et Reptiles de France, S.H.F.
- FEJERVARY von G.F. (1916).- Beitrage zur Kenntniss von Rana mehelyi Bly. Mitt. Jahrb. konig. Ungar. Geol. Reichsanst., Budapest, 23(3): 133-155.
- FEJERVARY von G.L. (1918).- Contributions to a monography on fossil Varanidae and Megalanidae. Ann. Mus. Nat. Hung., 16: 341-467.
- FEJERVARY-LANGH A.M. (1932).- Beitrage zur einer Monographie der fossilen Ophisaurier. Palaeont. Hungar., Budapest, 1(7): 123-220.
- FELIX J. (1985).- Contribució al coneixement dels amfibis anurs del quaternari del nord-est de Catalunya. Palaeont. i Evol., 19: 163-165.

- FELIX J. et MONTORI A. (1987).- Los anfibios y los reptiles del Plioc-Pleistoceno de la Depresión de Guadix-Baza (Granada). Paleont. Evol., 1: 283-286.
- FRANCIS E.T.B. (1934).- The Anatomy of the Salamander. Oxford and Clarendon Press, xxi+381 pp.
- FRIANT M. (1960).- Les batraciens anoures. Caractères osteologiques des Discoglossidés d'Europe. Acta Zool., Stockholm, 41: 113-139.
- FROST D.R. (1985).- Amphibian species of the world: a taxonomic and geographical reference. Frost D.R. (eds.), Joint Venture of Allen Press, Inc. and Association of Systematics Collections Lawrence, Kansas, USA, 732 pp.
- FUHN I.E. (1969).- The "Polyphyletic" origin of the genus Ablepharus (Reptilia, Scincidae): a case of parallel evolution. Sond. aus Z. f. Zool. Syst. U. Evol., 7(1): 67-76.
- GANS C. (1960).- Studies on amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 1. A taxonomic revision of the Trogonophinae, and a functional interpretation of the amphisbaenid adaptive pattern. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 119: 129-204.
- GANS C. (1967a). Rhineura. Cat. Amer. Amphib. Rept., 42: 1-2.
- GANS C. (1967b).- A check list of recent Amphisbaenians (Amphisbaenia, Reptilia). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 135(2): 63-105.
- GANS C. (1978).- The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. Trans. Zool. Soc. London, 34: 347-416.
- GASC J.P. (1961).- Etude d'une faune quaternaire de la Corse; Grotte de Maccinagio. Dipl. Et. Sup. Univ. Paris, 2 vol., 76 pp. (non publié).
- GASC J.P. (1967).- Introduction à l'étude de la musculature axiale des squamates serpentiiformes. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, A, Zool., 48(2): 69-125.

- GASC J.P. (1974).- L'interprétation fonctionnelle de l'appareil musco-squelettique de l'axe vertébral chez les serpents (Reptilia). Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, A, 83: 182 pp.
- GAUDIN A.J. (1974).- An osteological analysis of holarctic Tree Frogs, Family Hylidae. J. of Herpet., 8(2): 141-152.
- GAUTHIER A.E. (1982).- Fossil Xenosaurid and Anguid lizards from the early Eocene Wasatch Formation, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea. Contrib. to Geol., Univ. Wyoming, 1(1): 7-54.
- GENIEZ P. et CHEYLAN M. (1987).- Atlas de distribution des Reptiles et Amphibiens du Languedoc-Roussillon. 1er ed., 114pp.
- GHEERBRANT E. (1987).- Les vertébrés continentaux de l'Adrar Mgorn (Maroc-Paléocène): une dispersion mammalienne transthéthysienne autour de la limite Mésozoïque/Cénozoïque?. Geodin. Acta, 1(4/5): 9-22.
- GIBBONS M.M. et MCCARTHY T.K. (1983).- Age determination of frogs and toads (Amphibia, Anura) from north-western Europe. Zool. Ser., 12: 145-151.
- GILMORE C. (1928).- Fossil lizards of North America. Mem. Natl. Acad. Sci., 22, ix+201pp.
- GINSBURG L., HILLY J. et TAQUET P. (1968).- Une faune wurmienne dans un remplissage de fente du Massif de Filfila (littoral nord-constantinois, Algérie). C.R. Soc. Geol. Fr., 157-158.
- GODINOT M.F., de BROIN F., BUFFETAUT E., RAGE J.C. et RUSSELL A. (1978).- Dormaal: une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. C.R. Acad. Sci. Paris, 287: 1273-1276.
- GONZALEZ J.E. et SANCHIZ F.B. (1986).- Consideraciones metodológicas sobre el análisis evolutivo: el caso de los morfotipos vertebrales actuales y fósiles del género Triturus (Caudata, Salamandridae). Estud. Geol. Madrid, 40: 473-486.
- GREEN A.E. (1970).- A subfamilial classification of Scincoid lizards. Bull. Mus. Comp. Zool., 139(3): 151-183.

- GREER A.E. (1977).- The systematics and evolutionary relationships of the scincid lizard genus Lygosoma. J. nat. Hist., 11: 515-540.
- GRIFFITHS I. (1963).- The Phylogeny of the Salientia. Biol. Rev., 38: 241-292.
- GRISMER L.L. (1988).- Phylogeny, Taxonomy, Classification, and Biogeography of Eublepharid Geckos, 369-469. In: R. Estes et G. Pregill (eds.), Phylogenetic Relationships of the Lizard Families, Stanford Univ. Press, Stanford, California.
- GROOMBRIDGE B.C. (1980).- A phyletic analysis of viperine snakes. Ph. D. Thesis, C.N.A.A., London (non publié).
- GROOMBRIDGE B.C. (1986).- Phyletic relationships among Viperine snakes. Studies in Herpet., Roček Z. (ed.), Prague, Charles Univ. 219-222.
- GUIBÉ J. (1970).- L'appareil digestif. In: Grasse P.P. (ed.), Traite de Zoologie, Masson, Paris, XIV(1): 521-548.
- GUYETANT R., CASTANET J. et PINSTON H. (1984).- Détermination de l'âge de jeunes grenouilles, Rana temporaria L. par l'analyse des marques de croissance de coupes transversales d'os compact. C.R. Séanc. Biol., 178: 271-277.
- HAAN De C. (1990).- Malpolon monspessulanus, 189. In: Atlas de repartition des Amphibiens et Reptiles de France. S.H.F., 191pp.
- HALLOCK L.A., HOLMAN J.A. et WARREN M; (1990).- Herpetofaune of the Ipswichian Interglacial Bed (Late Pleistocene) of the Itteringham Gravel Pit, Norfolk, England. J. of Herpet., 24(1): 33-39.
- HASS G. (1966).- On the vertebrate fauna from Hájňacka and Ivanovce, Czechoslovakia. Israel Acad. Sci. human., 1-68.
- HECHT M.K. (1959).- Amphibiens and reptiles. In: P.O. McGrew et al., The geological and paleontology of the Elk Mountain and Tabernacle Butte area, Wyoming. Bull. Amer. Mus. nat. Hist., New York, 117: 137-141.

- HECHT M. et HOFFSTETTER R. (1962). - Note preliminaire sur les amphibiens et les squamates du Landenien superieur et du Tongrien de Belgique. Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belge, 38: 1-30.
- HELLER F. (1960). - Wurmzeitliche und letztinterglaciale Faunenreste von Lobsing bei Neustadt/Donau. Erlianger Geol. Abh., 34: 19-31.
- HERRE W. (1935). - Die Schwanzlurche der mitteleocänen (oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluss der Fossilen Formen. Zoologica, Stuttgart, 33: 1-85.
- HODROVA M. (1981). - Plio- Pleistocene frog fauna from Hajnacka and Ivanovce, Czechoslovakia. Věst. Úst. Úst. Geol., Praha, 56: 215-224.
- HODROVA M. (1984). - Salamandridae of the upper Pliocene Ivanovcelocality (Czechoslovakia). Acta Univ. Carol. (Geol.), Praha, 4: 331-353.
- HODROVA M. (1985). - Amphibia of Pliocene and Pleistocene Vodelare localities (Slovakia). Čes. min. geol., Praha, 30(2): 145-151.
- HODROVA M. (1987). - Lower Miocene frogs from the Dolnice locality in the Cheb Basin (Czechoslovakia). Acta Univ. Carol. (Geol.), 2: 99-115.
- HODROVA M. (1988). - Miocene frog fauna from the locality Bevinova Nova Ves-Bonanza. Věst. Úst. Úst. Geol., Praha, 53(5): 305-310.
- HOFFSTETTER R. (1939). - Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des ophiidiens. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 15: 1-78.
- HOFFSTETTER R. (1943). - Varanidae et Neocosauridae fossiles. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 2e Sér., 5(3): 134-141.
- HOFFSTETTER R. (1945). - Sur les Scincidae fossiles. II-Formes subfossiles de l'île Maurice. Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, 17(10): 80-86.
- HOFFSTETTER R. (1946a). - Sur les Gekkonidae fossiles. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 18: 195-203.
- HOFFSTETTER R. (1946b). - Les Typhlopidae fossiles. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 18: 309-315.

- HOFFSTETTER R. (1949).- Les reptiles subfossiles de l'île Maurice. I.-Les Scincidae. Ann. Paléont., Paris, 35: 3-30.
- HOFFSTETTER R. (1955).- Squamates de type moderne. In: J. Piveteau, Traité de Paléontologie, 5: 606-662.
- HOFFSTETTER R. (1962a).- Observations sur les ostéodermes et la classification des Aguidés actuels et fossiles (Reptiles, Sauriens). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (2e sér.), Paris, 34(2): 149-157.
- HOFFSTETTER R. (1962b).- Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et le systématique des Squamates. Coll. Intern. CNRS, 104: 243-278.
- HOFFSTETTER R. (1968).- Review of "A contribution to the classification of snakes" by G. Underwood. Copeia, 1: 201-213.
- HOFFSTETTER R. (1969).- Présence de Varanidae (Reptilia, Sauria) dans le Miocène de Catalogne. Considérations sur l'histoire de la famille. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (2e sér.), Paris, 40(5): 1051-1064.
- HOFFSTETTER R. et GASC J.P. (1969).- Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: C. Gans (ed.), Miology of the Reptilia, 1, pp. 201-210.
- HOFFSTETTER R. et RAGE J.C. (1972).- Les Erycinae fossiles de la France (Serpents, Boidae). Compréhension et histoire de la sous-famille. Ann. Paléont. (Vertéb.), Paris, 63(2): 161-190.
- HOFFSTETTER R. et RAGE J.C. (1977).- Le gisement de vertébrés miocènes de la Venta (Colombia) et sa faune de serpents. Ann. Paléont. (Vertéb.), Paris, 63(2): 161-190.
- HOLMAN J.A. (1964).- Fossil snakes from the Valentine Formation of Nebraska. Copeia, 4: 631-637.
- HOLMAN J.A. (1973) Reptiles of the Egelhaff local fauna (Upper Miocene) of Nebraska. Contrib. Mus. Paleont. Univ. Michigan, 24(2): 125-134.
- HOLMAN J.A. (1979).- A review of North American Tertiary snakes. Pub. Mus. Mich. State Univ. Paleont., 1: 203-260.

- HOLMAN J.A. (1981).- A herpetofauna from an eastern extension of the Harrison Formation (early Miocene: Arikareean), Cherry County, Nebraska. J. Verteb. Paleont., 1: 49-55.
- HOLMAN J.A. (1982).- Geringophis (Serpentes: Boidae) from the middle Oligocene of Nebraska. Herpetologica, 38(4): 499-492.
- HOLMAN J.A. (1983).- A new species of Helagras (Serpentes) from the middle Oligocene of Nebraska. J. Herpetol., 17: 417-419.
- HOLMAN J.A. (1984).- Correction to "Holman J.A., Texasophis galbreathi New World colubrid snake". J. Verteb. Paleont., Norman, 3(4): 223-225.
- HOLMAN J.A. (1985).- Herpetofauna of the Late Pleistocene Fissures near Ightham, Kent. Herpet. Journal, 1: 26-32.
- HOLMAN J.A. (1987).- Herpetofauna of the Swanton Morley Site (Pleistocene: Ipswichian), Norfolk. Herpet. Journal, 1: 199-201.
- HOLMAN J.A. (1988).- Herpetofauna of the Late Devensian/Early Flandrian Cow cave site, Chudleigh, Devon. Herpet. Journal, 1: 214-219.
- HOLMAN J.A. (1989).- Additional herpetological records from the middle Pleistocene (Cromerian interglacial) Freshwater Bed, West Runton, Norfolk. British. Herpet. Soc. Bull., 27: 9-12.
- HOLMAN J.A., CLAYDEN J.D. et STUART A.J. (1986).- Herpetofauna of the West Runton Freshwater Bed (Middle Pleistocene; Cromerian interglacial), West Runton, Norfolk. Bull. geol. Soc. Norfolk, 38: 111-135.
- HOLMAN J.A., STUART A.J. et CLAYDEN J.A. (1990).- A Middle Pleistocene Herpetofauna from Cudmore Grove, Essex, England, and its Palaeogeographic and Pleoclimatic implications. J. Verteb. Paleont., 10(1): 86-94.
- HOOPER D. (1972).- Varanus (Reptilia, Sauria) from the Pleistocene of Timor. Zool. Mededel., 47: 445-449.
- JOLLIE M.T. (1960).- The head skeleton of the Lizard. Acta zool., 41: 1-64.

- JAEN M.J. et SANCHIZ F.B. (1985).- Fossil snakes from the pliocene of Layna, central Spain. Europ. Herpet. Meet., Prague, Abstracts, p. 72.
- KLEMBARA J. (1979).- Neue Funde der Gattungen Ophisaurus und Anguis (Squamata, Reptilia) aus dem Untermiocen Westbohmens (ČSSR). Věst. Úst. Úst. Geol., 54(3): 163-169.
- KLEMBARA J. (1981).- Beitrag zur Kenntnis der Subfamilie Anguinae (Reptilia, Anguidae). Acta Univ. Carol. (Geol.), 2: 121-168.
- KLEMBARA J. (1986).- Neue Funde der Gattungen Pseudopus und Anguis (Reptilia, Anguinae) aus drei Pliopleistozanen Mitteleuropäischen Lokalitäten. Geol. Carpathica., Bratislava, 37(1): 91-106.
- KLUGE A. (1967).- Higher taxonomic categories of Gekkonid lizards and their evolution. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 135: 1-59.
- KLUGE A. (1987).- Cladistic relationships in the Gekkonidea (Squamata, Sauria). Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, 173, iv+54pp.
- KORMOS T. (1911).- A Polgardi pliocen csontlelet. Föld. Kozl., 41(1/2): 48-64.
- KOTSAKIS T. (1977).- I resti di anfibi et rettili Pleistocenici delle grotte di Spinagallo (Siracusa, Sicilia). Geol. Rom., 16: 211-229.
- KOTSAKIS T. (1981).- I resti di Anfibi et Rettili pleistocenici della grotta di Draganara (Capo Caccia, Sardegna). Geol. Rom., 19: 85-90.
- KOTSAKIS T. (1982a).- Gli Anfibi e i Rettili del Pleistocene del Lazio (Italia centrale). Geol. Rom., 20: 57-67.
- KOTSAKIS T. (1982b).- Les Amphibiens et les Reptiles du Villafranchien de l'Italie. In: Colloque "Le Villafranchien méditerranéen", Lille, 83-91.
- KOTSAKIS T. (1984).- Présence du genre Discoglossus Otth (Discoglossidae, Anura, Amphibia) dans le Villafranchien de l'île de Crète. Geol. Rom., 21: 185-189.

- LANZA E., CEI J.M. et CRESPO E. (1975).- Immunological evidence for the specific status of Discoglossus pictus (Schub, 1837) and Discoglossus salinus Tschudi, 1837, with notes on the families Discoglossidae Gunther, 1858 and Bombinidae Fitzinger, 1826 (Amphibia, Salientia). Monit. Zool. ital. (n.s.), 9: 153-162.
- LANZA E., CEI J.M. et CRESPO E. (1976).- Further immunological evidence for the validity of the family Bombinidae (Amphibia, Salientia). Monit. Zool. ital. (n.s.), 10: 311-314.
- LANZA E., NASCETTI G., CAPULA M. et BULLINI L. (1984).- Genetic relationships among west Mediterranean Discoglossus with the description of a new species (Amphibia, Salientia, Discoglossidae). Monit. Zool. ital. (n.s.), 18: 133-152.
- LANZA E., NASCETTI G., CAPULA M. et BULLINI L. (1986).- Les Discoglosses de la région méditerranéenne occidentale (Amphibia; Anura; Discoglossidae). Bull. Soc. Herp. Fr., 40: 16-27.
- LECURU S. (1968).- Remarques sur le Scapulo-coracoïde des Lacertiliens. Ann. Sci. Nat., Zool., Paris, 12 ser., X(4): 475-510.
- LECURU S. (1969).- Etude morphologique de l'humerus des lacertiliens. Ann. Sci. Nat., Zool., Paris, 12(XI): 515-558.
- LIEM K.F., MARX M. et RABB G.B. (1971).- The viperid snake Azemisops: its comparative cephalic natomy and phylogenetic position in relation to Viperinae and Crotalinae. Fieldiana (Zool.), 59: 65-126.
- LOPEZ-MARTINEZ N. et SANCHIZ F.B. (1981).- Nota sobre los microvertebrados del yacimiento arqueológico de Pontones (Jaén). In: P. Lopez et al. (eds.). Excavaciones arqueológicas en el yacimiento de Pontones (Jaén). Trab. de Prehistoria, Madrid, 38: 134-138.
- LOPEZ-MARTINEZ N. et SANCHIZ F.B. (1985).- Microvertebrados del yacimiento arqueológico sima "Cabeza de la Fuente" (Boniches, Cuenca). In: La

- Sima del Cerro "Taberna de la Fuente" Boniches (Cuenca). Excmo. Dip.
Prov. Cuenca, 177-182.
- LYNCH J.D. (1971).- Evolutionary relationships, osteology and zoogeography
of the Leptodactylid frogs. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Miscell.
Publ., Lawrence, 53: 238pp.
- LYNCH J.D. (1973).- The transition from Archaic to Advanced Frogs, 133-182.
In: J.L. Vial (ed.), Evolutionary Biology of the Anurans, Univ.
Missouri Press, Columbia, 470pp.
- MARKEIT D. (1975).- Schlüssel zur Bestimmung der Wirbel Süddeutscher
Schliefer und dessen Anwendung auf Pleistozän/Holozän
Reptilienmaterial aus dem Eberwanger Bühl (Franken). N. Jb. Geol.
Paläont. Abh., Stuttgart, 149(2): 211-226.
- MARKEIT D. (1976).- Erstmalige Verwendung Quatarer Reptilienreste bei
Paläökologischen Rekonstruktionsversuchen am Beispiel des oberen
Donavramens von der Wende Pleistozän/Holozän. These, Eberhard-Karls-
Univ., Tübingen, 97pp.
- MARTIN R.F. (1972).- Evidence from osteology, 102-118. In: Blair W.F.
(eds.), "Evolution in the genus Bufo". Univ. Texas Press, Austin and
Londres, 459pp.
- MATZ G. et WEBER D. (1983).- Guide des Amphibiens et Reptiles d'Europe.
Delachaux et Niestlé, Neuchâtel-Paris, 292pp.
- MCDOWELL S.B. (1987).- Systematics. In: R.A. Seigel, J.T. Collins et S.S.
Novak (eds.), Snakes. Ecology and Evolutionary Biology, 1-50, McMillan
Publ., New York.
- MCDOWELL S. et BOGERT C. (1954).- The systematic position of Lanthanotus
and the affinities of the anguimorph lizard. Bull. Amer. Mus.
Nat. Hist., 105: 1-142.
- MESZÖELY C.A.M. (1970).- North American Fossil Anguillid Lizards. Bull. Mus.
Comp. Zool. Harvard, 139(2): 87-149.

- MICHAUX J. (1971).- Muridae (Rodentia) néogènes d'Europe sud-occidentale. Evolution et rapports avec les formes actuelles. Paleobiologie continentale, 2(1): 1-67.
- MICHAUX J. (1982).- La faune de rongeurs de la province ibéro-citane: signification de la différenciation biogéographique de l'Europe au Pliocène supérieur. Coll. "Le Villafranchien méditerranéen, Lille, 15-27.
- MILNER A.C. (1986).- Amphibians and Squamates From the Palaeogene of England. Studies in Herpet., Roček Z. (eds.), Prague, 685-688.
- MILNER A.C., MILNER A.R. et ESTES R. (1982).- Amphibians and Squamates from the upper Eocene of Hordle Cliff, Hampshire - a preliminary report. Tertiary Res., 4(4): 149-154.
- MLYNARSKI M. (1961).- Serpents Pliocènes et Pléistocènes de la Pologne avec la revue critique des Colubridés fossiles. Folia Quat., 4: 1-45.
- MLYNARSKI M. (1962).- Notes on the Amphibian and Reptilian Fauna of the Polish Pliocene and Pleistocene. Acta Zool. Cracov., 7: 177-194.
- MLYNARSKI M. (1964).- Die jungpliozane Reptilienfauna von Rebielice Krolewskie, Polen. Senck. biol., 45(3/4): 325-347.
- MLYNARSKI M. (1977).- New notes on the Amphibian and Reptilian Fauna of the Polish Pliocene and Pleistocene. Acta Zool. Cracov., 22(2): 13-41.
- MLYNARSKI M. (1982).- Amphibia and Reptilia. In. J.K. Kozłowski (eds.), Excavation in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria). Final Report. Panstw. Wyd. Nauk., Warszawa, 29-31.
- MLYNARSKI M. et SZYNDLAR Z. (1989).- Plazy i gady - Amphibia and Reptilia. Folia Quat., 59-60: 69-87.
- MLYNARSKI M., SZYNDLAR Z., ESTES R. et SANCHIZ F.B. (1982).- Lower vertebrate fauna from the Miocene of Opole (Poland). Estud. Geol., Madrid, 38: 103-119.

- MLYNARSKI M., SZYNDLAR Z., ESTES R. et SANCHIZ F.B. (1984).- Amphibians and reptiles from the Pliocene locality of Weze II near Działoszyń (Poland). Acta Paleont. Pol., Warszawa, 29(3/4): 209-226.
- MLYNARSKI M. et ULLRICH H. (1975).- Amphibien und Reptilienreste aus dem Travertin von Weimar-Ehringsdorf. Abh. zentr. geol. Inst., 23: 137-146.
- MOFFAT L. (1973).- The concept of primitiveness and its bearing on the phylogenetic classification of the Gekkota. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 97: 275-301.
- MOODY S.M. (1980).- Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia). Ph. D. Thesis, Univ. of Michigan.
- MOODY S.M. et ROČEK Z. (1980).- Chamaeleo caroliquarti (Chamaeleonidae, Sauria): a new species from the Lower Miocene of central Europe. Věst. Úst. Úst. Geol., 55: 85-92.
- MORELLI N. (1891).- Resti organici rinvenuti nella caverna delle Arene Candide. Atti. Soc. Lig. Sci. Nat. Geol., 2: 171-175.
- NASCETTI G., CAPULA M., LANZA B. et BULLINI L. (1986).- Ricerche elettroforetiche sul genere Discoglossus (Amphibia, Anura, Discoglossidae). Boll. Zool., 53(suppl.): 57pp.
- NAYLOR B. (1978).- The earliest known Necturus (Amphibia, Urodela) from the Paleocene Ravenscrag Formation of Saskatchewan. J. Herpetol., 12: 565-569.
- NEMEC J. (1972).- Osteology of isolated Anuran bones from Stránská near Brno (Lower Quaternary). Anthropos. Stud. Mus. moraviae, 20(12): 21-33.
- NEWTON E.T. (1882).- Notes on the vertebrata of the Pre-glacial Forest Bed Series of the East of England. Part. VI. Aves, Reptilia and Amphibia. Geol. Mag., 9(1): 7-9.

- NICHOLLS G.C. (1916).- The structure of the vertebral column in *Anura* *Phaneroglossa* and its importance as a basis of classification. Proc. Linn. Soc. London, 80-92.
- NOBLE G.K. (1924).- A new Spadefoot Toad from the Oligocene of Mongolia with a summary of the evolution of the Pelobatidae. Amer. Mus. Nov., 132: 1-15.
- OEST F.J. (1983).- Zur Kenntniss der Schlangengattung *Vipera* (Reptilia, Serpentes, Viperidae). Zool. Abh., 38(13): 229-235.
- ORLOV N.L. et TONIYEV E.S. (1987).- New species of the Grass snake from the Caucasus, *Natrix megalocephala* sp. nov. Proc. Zool. Inst. Leningrad, 158: 116-130 (en russe).
- OZETI N. (1967).- The morphology of the salamander *Mertensiella luschni* (Steindachner) and the relationships of *Mertensiella* and *Salamandra*. Copeia, 2: 287-298.
- PARKERT H. (1977).- Snakes, a natural history. Brit. Mus. Nat. Hist. and Cornell Univ. Press.
- PAUNOVIC M. (1984).- Ribe, Vodozemci i Gmazovi u Pleistocenskim Naslagama Spilja u Hrvatskoj. Deuc. Jug. Speleol. Koupes Katlovac, 17-36; Zbor. pred. (Proc.), 721-729, Zagreb.
- PAUNOVIC M. (1987).- Ein Beitrag zur Kenntnis der Oberpleistozanen Anuren Jugoslawiens. Rad J.A.Z.U., 431: 201-205.
- PECORINI G., RAGE J.C. et THALER L. (1974).- La formation continentale de Capo Mannu, sa faune des vertébrés Pliocènes et la question du Messinien en Sardaigne. Rend. Sem. Fac. Sci., Univ. Cagliari, Cagliari, 43: 305-319.
- PETERS G. (1977).- Die Reptilien aus dem fossilen Tierbiantensystem von Pisede bei Malchin. Wiss. Zeit. Humboldt-Univ. Berlin (Math.-Nat. B.), 26(3): 307-327.

- PLEGUEZUELOS J.M. (1986).- Distribucion altitudinal de los reptiles en las sierras béticas orientales. Rev. Esp. Herpet., 1: 65-83.
- PREGILL G., GAUTHIER J. et GREENE H. (1986).- The evolution of Helodermatid Squamates, with description of a new taxon and an overview of Varanoidea. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist., 11(11): 167-202.
- RABEDER G. (1974).- Fossile Schlangenreste aus den Höhlenfüllungen des Pflaffenberges bei Bad Deutsch-Altenburg (No). Die Höhle, 25(4): 145-149.
- RABEDER G. (1977).- Wirbeltierreste aus einer mittel-pleistozänen Spaltenfüllung im Leithkalk von St. Margarethen im Burgenland. Beitr. Paläont. österr., 3: 79-103.
- RAGE J.C. (1969).- Les amphibiens et les reptiles découverts sur le site de la grotte acheuléenne du Lacaret. Mém. Soc. géol. Fr., 27: 107-111.
- RAGE J.C. (1971a).- Les amphibiens et les reptiles du gisement des Arènes de la Fage. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 10: 79-90.
- RAGE J.C. (1972b).- Eryx Daudin et Gongylophis Wagler (Serpentes, Boidae). Etude ostéologique. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 1e. ser. 78(Zool. 57): 893- 898.
- RAGE J.C. (1972c).- Les Amphibiens et les Reptiles des couches paléochrétiennes de la grotte de l'Hortus (Valflaunes, Hérault). Et. Quat., 1: 299-301.
- RAGE J.C. (1974a).- Les Batraciens des gisements Quaternaires européens. Détermination ostéologique. Bull. Soc. Linn. Lyon, 43(8): 276-289.
- RAGE J.C. (1974b).- Les serpents des Phosphorites du Quercy. Palaeovertebrata, 6: 274-303.
- RAGE J.C. (1976).- Les Squamates du Miocene de Beni Mellal, Maroc. Géol. Médit., 3(2): 57-70.
- RAGE J.C. (1977a).- Les amphibiens et les reptiles Pleistocènes de la grotte de la Carrière, à Gerde (H.-P.). Bull. Soc. Ramond, 112: 71-78.

- RAGE J.C. (1977b).- An Erycine snake (Boidae) of the genus Calamagras from the French lower Eocene, with comments on the phylogeny of the Erycinae. Herpetologica, 33(4): 459-463.
- RAGE J.C. (1978).- 5- Squamates. In. La poche à phosphate de Ste. Neboeule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. Palaeovertebrata, 8(2-4): 201-215.
- RAGE J.C. (1979).- Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: les amphibiens et les reptiles. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 17: 59-62.
- RAGE J.C. (1981).- Les Colubridae (Reptilia, Serpentes) du Néogène français. Le problème des espèces du Miocène de Sansan. Géobios, 14(4): 537-542.
- RAGE J.C. (1982).- La phylogénie des Lepidosauriens (Reptilia): une approche cladistique. C.R. Acad. Sci. Paris, 294: 399-402.
- RAGE J.C. (1983-1984).- Les Amphibiens du Pléistocène de la Roche-Cotard. Bull. Soc. préhist. Grand-Pressigny, 34-35: 14-15.
- RAGE J.C. (1984a).- Serpents. Handbuch der Paläherpetologie, part. 11, Gustav Fischer, Stuttgart, xii+80pp.
- RAGE J.C. (1984b).- La "Grande Coupure" eocène/oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles): problèmes du synchronisme des événements paléontologiques. Bull. Soc. Géol. Fr., 26(6): 1251-1257.
- RAGE J.C. (1984c).- Are the Ranidae (Anura, Amphibia) known prior to the Oligocene?. Amphibia-Reptilia, 5: 281-288.
- RAGE J.C. (1987).- Fossil History. In. R.A. Seigel, J.T. Collins et S.S. Novak (eds.), Snakes. Ecology and Evolutionary Biology, McMillan Publ., New York: 51-76.
- RAGE J.C. (1988a).- I. Amphibiens et Reptiles. Le gisement du Breton (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de

- vertébrés de l'Eocène supérieur. Palaeontographica Abt. A., Stuttgart, 205(1-6): 3-27.
- RAGE J.C. (1988b).- The oldest known colubrid snakes. The state of the art. Acta Zool. Cracov., Krakowie, 31(13): 457-474.
- RAGE J.C. et SEN S. (1976).- Les amphibiens et les reptiles du Pliocène supérieur de Caltā (Turquie). Géol. Médit., 3(2): 127-134.
- RAGE J.C. et FORD R.L.E. (1980).- Amphibians and Squamates from the Upper Eocene of the Isle of Wight. Tertiary Res., 3(2): 47-60.
- RAGE J.C. et ROČEK Z. (1983).- Dolniceophis lebmani, (Serpentes, Colubridae), a new fossil snake from the Lower Miocene of Czechoslovakia. Caropis Min. Geol., 28(1): 17-21.
- RAGE J.C. et HOLMAN J.A. (1984).- Des serpents (Reptilia, Squamata) de type Nord-américain dans le Miocène français. Evolution parallèle ou dispersion?. Geobios, 17(1): 89-104.
- RAGE J.C. et SZYNDLAR Z. (1986).- Natrix longivertebrata from the European Neogene, a snake with one of the longest known stratigraphic ranges. N. Jb. Geol. Palaont. Mh., 1: 56-64.
- RIEPEL O. (1978).- Tooth replacement in anguimorph lizards. Zoomorphologie, 91: 77-90.
- RIEPEL O. (1980).- The phylogeny of anguimorph lizards. Denk. Schweiz. Naturf. Gesell., 94: 1-85.
- ROČEK Z. (1980a).- Cranial anatomy of frogs of the family Pelobatidae Stannius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics. Acta Univ. Carol. (Biol. 1-2): 1-164.
- ROČEK Z. (1980b).- The dentition of the European Glass Lizard Ophisaurus apodus (Pallas, 1755) (Reptilia, Sauria: Anguidae), with notes on the pattern of tooth replacement. Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, 1: 19-27.

- ROČEK Z. (1980c).- Intraspecific and ontogenetic variation of the dentition in the Green Lizard Lacerta viridis (Reptilia, Squamata). Věst. Cs. spol. zool., Praha, 44: 272-277.
- ROČEK Z. (1984).- Lizards (Reptilia: Sauria) from the Lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). Rozp. Českoslov. Akad. Ved. Ř. Mat. Přírod. ved., 94(1): 1-69.
- ROČEK Z. (1988).- List of fossil amphibians of Czechoslovakia. Acta Zool. Cracov., Krakow, 31(19): 513-540.
- ROCHEBRUNE A.T. de (1880).- Révision des ophidiens fossiles du Muséum d'Histoire Naturelle. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., 2(3): 271-296.
- RYSER J. (1988).- Determination of growth and maturation in the common frog, Rana temporaria, by skeletochronology. J. Zool. Lond., 216: 673-685.
- SAINT-GIRONS H. (1980).- Biogéographie et évolution des vipères européennes. C.R. Soc. Biogéogr., Paris, 496: 146-172.
- SALEM OULD SABAR M. (1987).- Etude des anoures fossiles des gisements karstiques des carrières Doukkala I et II (Région de Temara, Maroc). Th. Dipl. 3e Cycle, Sci. nat. (Géol.). Ec. Normale Supérieure Sovissi, Rabat, 99pp. (non publié).
- SANCHIZ F.B. (1977a).- Catálogo de los anfíbios fósiles de España. Acta Geol. hisp., Barcelona, 12(4-6): 103-107.
- SANCHIZ F.B. (1977b).- La Familia Bufonidae (Amphibia, Anura) en el Terciario Europeo. Trab. Neog./Quater., 8: 75-111.
- SANCHIZ F.B. (1978a).- Nuevos restos fósiles de la familia Pelodytidae (Amphibia, Anura). Estud. Geol., Madrid, 34: 9-27.
- SANCHIZ F.B. (1979).- Notas sobre la batracofauna cuaternaria de Cerdeña. Estud. Geol., Madrid, 35: 437-441.
- SANCHIZ F.B. (1980).- Anfíbios fósiles de la Cueva de la Paloma (Pleistoceno terminal, Asturias). In. M. Hoyos et al. (eds.), La Cueva

- de la Paloma (Soto de las Regueras, Asturias). Excavaciones arqueológicas en España, Madrid, 103-108.
- SANCHIZ F.B. (1981).- Registro fósil y antigüedad de la Familia Hylidae (Amphibia, Anura) en Europa. Anais II Cong. Latino-americano Paleont., Porto-Alegre, 757-764.
- SANCHIZ F.B. (1983).- The fossil record of living European amphibians. Abstr. 2nd. Ord. Meet. Soc. Europ. Herpet., 16-17, Leon. Amphibia-Reptilia, Leiden, 5(2): 198.
- SANCHIZ F.B. (1984a).- Algunas batracofaunas pleistocénicas de islas del Mediterraneo oriental. Actas II Reunión Ibero-americana sobre conservación y zoología de vertebrados, Cáceres, 59-69.
- SANCHIZ F.B. (1984b).- Análisis filogenético de la tribu Alytini (Anura, Discoglossidae) mediante el estudio de su morfo-estructura ósea. In. H. Hemmer et J.A. Alcover (eds.), Historia biológica del Ferreret (Baleaphryne muletensis), Ed. Moll, Palma de Mallorca, 61-108.
- SANCHIZ F.B. (1987).- Nota preliminar sobre ictiofauna y herpetofauna del Pleistoceno de Atapuerca (Burgos). In. El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca. E. Aguirre, E. Carbonell et J.M. Bermudez de Castro (eds.), Junta de Castilla y León, Conserjería de Cultura y Bienestar social, 61-65.
- SANCHIZ F.B. (1988).- On the presence of zygosphenes-zygantrum vertebral articulations in Salamandrids. Acta Zool. Cracov., 31(16): 493-504.
- SANCHIZ F.B. (1989).- Batracofaunas cenozoicas de Grecia continental. Resumé IV Cong. Soc. Herpet. Esp., Madrid.
- SANCHIZ F.B. (sous-presse).- Algunas herpetofaunas de yacimientos del Pleistoceno medio ibérico.
- SANCHIZ F.B. et ADROVER R. (1977).- Anfíbios fósiles del Pleistoceno de Mallorca. Doñana, Acta Verteb., 4: 5-25.

- SANCHIZ F.B. et ALCOVER J.A. (1982).- Un nou discoglossid (Amphibia: Anura) de l'Holocé de Menorca. Butll. Inst. Cat. Hist. Nat., Barcelona, 48(Geol. 3): 99-105.
- SANCHIZ F.B. et ALCOVER J.A. (1984).- Algunos aspectos paleontológicos de los DiscoGLOSSUS (Anura, Discoglossidae) norteafricanos. Bull. Soc. Cat. Ictio. Herpet., 9:46-51.
- SANCHIZ F.B. et MLYNARSKI M. (1979a).- Pliocene salamandrids (Amphibia, Caudata) from Poland. Acta Zool. Cracov., 31(16): 493- 504.
- SANCHIZ F.B. et MLYNARSKI M. (1979b).- Remarks on the Fossil Anurans from the Polish Neogene. Acta Zool. Cracov., 24(3): 153-174.
- SANCHIZ F.B. et SANZ J.L. (1980).- Los anfibios del Pleistoceno medio de Aridos-1 (Arganda, Madrid). In. M. Santoja et al. (eds.), Ocupaciones achelenses en el Valle del Jarama (Arganda, Madrid). Pub. Dip. de Madrid, 105-126.
- SANCHIZ F.B. et SCHLEICH H.H. (1986a).- Erstnachweis der Gattung Bombina (Amphibia, Abura) im untermiozän Deutschlands. Mitt. Bayer Staatsslg. Paläont. hist. Geol., Munich, 26: 41-44.
- SANCHIZ F.B. et SCHLEICH H.H. (1986b).- Revision taxonómica de Alytes grandis, Brunner (Amphibia, Anura). Estud. Geol., 42: 471-473.
- SANCHIZ F.B. et SZYNDLAR Z. (1984).- Pleistocene amphibian fauna from Kozi Grzbiet in the Holy Cross Mts. Acta Geol. Pol., 34(1-2): 51-62.
- SANZ J.L. (1977).- Presencia de Varanus (Sauria, Reptilia) en el Plioceno de Layna (Soria). Trab. Neog./Quater., 8: 113-125.
- SCHLEICH H.H. (1985).- Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 3, Erstnachweis von Doppelschleichen (Blanus antiquus sp. nov.) aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands. Münchner Geowiss. München, Abh. (A), 4: 1-16.
- SCHLEICH H.H. (1987).- Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 7, Erstnachlands von Geckos aus dem Mittelmiozän Suddeutschlands:

- Palaeogekko risqoviensis nov. gen., nov. spec. (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). Mitt. Bayer Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 27: 67-93.
- SCHLEICH H.H. (1988).- Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 8, Palaeoblanus tobieni n. gen., n. sp., neue Doppelschleichen aus dem Tertiär Deutschlands. Paläont. Z., Stuttgart, 62(1/2): 95-105.
- SCHNEIDER B. (1975a).- Eine frühholozäne Amphilienfauna von der Fundstelle Carrière-Thomas bei Casablanca (Marokko). Diplom. im Fak. Zool., 60pp.
- SCHNEIDER B. (1975b).- Eine mittelpleistozäne Herpetofauna von der Insel Chios. Agäis Senck. bid., 56(4/6): 191-198.
- SCHWEN K. (1988).- Tongue morphology and squamate relationships; a phylogenetic analysis 569-598. In: R. Estes and G. Pregill (eds.), Phylogenetic relationships of the lizard families. Stanford Univ. Press, Stanford, California.
- SIEBENROCK E. (1895).- Das skelett der Agamidae. Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, 104: 1089-1196.
- SMIRINA E.M. (1972).- Annual layers in bones of Rana temporaria. Zool. Zh., 51: 1529-1534 (en russe).
- SPINAR Z.V. (1972).- Tertiary Frogs from Central Europe. Prague, D.W. Junk (Publ.) (Ed. "Academia"), 286pp.
- SPINAR Z.V. (1976).- Endolymphatic sacs and dorsal endocranial pattern: their significance for systematics and phylogeny of frogs. Věst. Úst.Úst. Geol., 51: 286-290.
- SPINAR Z.V. (1978).- Latonia kolebabi, Spinar, 1976 (Amphibia) and remarks on the genus Miobatrachus. In: V. Pokorný (eds.): Paleontologická konference Katedry paleontologie na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, Praha, 10-11, 2: 289-303.
- SPINAR Z.V. (1983).- Paleogeography and its significance for the phylogeny of some European fossil frogs. Věst. Úst. Úst. Geol., 58(1): 53-56. 296

- SPINAR Z.V. et TATARINOV L.P. (1986).- A new genus and species of Discoglossid frog from the Upper Cretaceous of the Gobi desert. J. Verteb. Paleont., 6(2): 113-122.
- SUC J.P. et VERNET J.L. (1975).- Evolution climatique en Languedoc (Sud-Est de la France) au Pliocène supérieur d'après les flores. RCMNS, Proc. Vith Congr., Bratislava, 1: 373-377.
- SULLIVAN R.M. (1982).- Fossil lizards from Suin Quany "Fort Union Formation". Middle Paleocene (Torrejonian), Wyoming. Journ. of Paleont., 56(4): 996-1010.
- SULLIVAN R.M. (1987).- Parophisaurus pawneensis (Gilmore, 1928) New Genus of Anguid Lizard from the Middle Oligocene of North America. Journ. of Herpet., 21(2): 115-133.
- SZUNYOGHI J. von (1932).- Beitrage zur vergleichenden Formenlehre des Colubridenschädels, nebst einer Kranialogischen Synopsis der fossilen Schlangen Ungarus. Acta Zool., 13(1): 1-56.
- SZYNDLAR Z. (1981).- Early Pleistocene reptile fauna from Kozi Grzbiet in the Holy Cross Mts. Acta Zool. Pol., 31(1-2): 81-100.
- SZYNDLAR Z. (1984).- Fossil snakes from Poland. Acta Zool. Cracov., 28(1): 1-156.
- SZYNDLAR Z. (1987a).- Snakes from the lower Miocene locality of Dolnice (Czechoslovakia). J. Vert. Paleont., 7(1): 55-71.
- SZYNDLAR Z. (1987b).- Neogene "Oriental vipers" of Europe. In. J.J. van Gelder, H. Strijbosch et P.J.M. Bergers (eds.). Proc. 4th. Ord. Meet. Soc. Europ. Herpet., Fac. Sci., Catholic Univ., Nijmegen, 378-390.
- SZYNDLAR Z. (1988).- Two new extinct species of the genera Malpolon and Vipera (Reptilia, Serpentes) from the Pliocene of Layna (Spain). Acta Zool. Cracov., 31(27): 687-706.
- SZYNDLAR Z. (sous-presse).- A review of Neogene and Quaternary Snakes of Central and East Europe.

- SZYNDLAR Z. et ZEROVA G.A. (1990).- Neogene Cobras of the Genus Naja (Serpentes: Elapidae) of East Europe. Ann. Naturhist. Mus. Wien, 91(A): 53-61.
- SZYNDLAR Z. et RAGE J.C. (sous-presse).- West Palearctic Cobras of the genus Naja (Serpentes: Elapidae): Interrelations among extinct and extant species.
- TAYLOR E.H. (1941).- A new Anuran from the Middle Miocene of Nevada. Univ. Kansas Sci. Bull., 27: 61-69.
- TERENT'EV P.V. (1965).- Herpetology. A Manual on Amphibians and Reptiles. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 313pp.
- THOMAS H., BERNOR R. et JEAGER J.J. (1982).- Origines du peuplement mammalien en Afrique du nord durant le Miocène terminal. Geobios, 15(3): 283-297.
- THOMAS H., SEN S., KHAN M., BATTAIL B. et LIGABUE G. (1981).- The Lower Miocene fauna of Al-Arrar (Eastern province, Saudi Arabia). Atlal, 5: 109.
- THORN R. (1968).- Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Paul Lechavelier, Paris, 373pp.
- TOKAR A.A. (1989).- Révision du genre Eryx (Serpentes, Boidae) par des données ostéologiques. Vestn. Zool., 4: 46-55 (en russe).
- TRUEB L. (1973).- Bones, Frogs and Evolution. In. J.L. Vial (eds.), Evolutionary Biology of the Anurans. Univ. Missouri Press, Columbia, 65-132.
- UNDERWOOD G. (1954).- On the classification and evolution of geckos. Proc. Zool. Soc. London, 124: 469-492.
- UNDERWOOD G. (1967).- A contribution to the classification of snakes. Brit. Mus. Nat. Hist., London, publ. nx 653, x+179pp.
- VERGNAUD-GRAZZINI C. (1966).- Les Amphibiens du Miocène de Beni-Mellal. Notes Serv. Geol. du Maroc, 27: 43-74.

- VERGNAUD-GRAZZINI C. (1970).- Les amphibiens du gisement d'Arondelli. Palaeont. Ital., 66: 47-65.
- VERGNAUD-GRAZZINI C. et HOFFSTETTER R. (1969).- Position systématique du genre Pliobatrachus Fejervary, 1917. C.R. Acad. Sci. Paris, 268: 2399-2402.
- VERGNAUD-GRAZZINI C. et HOFFSTETTER R. (1972).- Présence de Palaeobatrachidae (Anura) dans des gisements Tertiaires Français. Caractérisation, Distribution et affinités de la famille. Palaeovertebrata, Montpellier, 5: 158-164.
- VERGNAUD-GRAZZINI C. et WENZ S. (1975).- Les Discoglossidés du Jurassique supérieur de Montsech (Province de Lérida, Espagne). Ann. Paléont., 61(1): 19-36.
- VIGNE J.D. (1985).- Les Amphibiens du Quaternaire d'Araguina-Sennola (Bonifacio): présence d'une granouille rousse dans des niveaux préhistoriques de Corse. Bull. Soc. Herpet. Fr., 35: 13-16.
- VIGNE J.D. et ALCOVER J.A. (1985).- Incidence des relations historiques entre l'homme et l'animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien et mammalien des îles de Méditerranée occidentale. Actes 110e. Congrès nat. Soc. Savantes, Montpellier, Sciences, II, 79-91.
- WAKE D.B. et OZETI N. (1969).- Evolutionary Relationships in the Family Salamandridae. Copeia, 1: 124-137.
- WEITZEL K. (1938).- Propelodytes wagneri n.g., n. sp., ein Frosch aus dem Mitteleocän von Messel. Hess. Geol. Landesanst., 19(5): 42-46.
- WUSTER W. et THORPE R.S. (1989).- Population affinities of the asiatic cobra (Naja naja) species complex in south-east Asia: reliability and random resampling. Biol. J. Linn. Soc., 36: 391-409.
- ZEROVA G.A. (1989).- The First Find of a Fossil Sand Boa of the Genus Albanerix (Serpentes, Boidae) in the USSR. Vestn.zool., 5: 30-35 (en russe).

- ZEROVA G.A. et CKHIKVADZE V.M. (1984).- Review of Cenozoic lizards and snakes of the USSR. Proc. AS Georgian SSR, 10: 319-326 (en russe).
- ZEROVA G.A. et CKHIKVADZE V.M. (1986).- Neogene Varanids of the URSS. Studies in Herpet., Rocek Z. (eds.), Prague, 689-694.
- ZEROVA G.A., LUNGU A.N. et CKHIKVADZE V.M. (1987).- Large Fossil Vipers from Northern Black Seaside and Transcaucasus. Proc. Zool. Inst. Leningrad, USSR Acad. Sci., 158: 89-99 (en russe).

TABLE DES MATIERES

Vol. I

Remerciements.....	
Introduction.....	
Materiel et methodes.....	
Liste des taxons reconnus.....	
Cisements et repartition des especes.....	
Etude systematique.....	
Amphibia, Caudata	
Proteidae.....	
Salamandridae.....	
Amphibia, Anura	
Discoglossidae.....	
Pelobatidae.....	
Pelodytidae.....	
Bufonidae.....	
Hylidae.....	
Ranidae.....	
Reptilia, Amphisbaenia	
Amphisbaenidae.....	
Reptilia, Sauria	
Agamidae.....	
Gekkonidae.....	
Scincidae.....	
Lacertidae.....	
Anguidae.....	
Varanidae.....	
Reptilia, Serpentes	

Scolecophidia.....	
Alethinophidia	
Aniliidae.....	
Boidae (Erycinae).....	
Colubroidea.....	
Colubridae.....	
Elapidae.....	
Viperidae.....	
Serpents indéterminés.....	
Détermination des principaux éléments	
osseux des taxons étudiés.....	
Les herpétofaunes du Pliocène et du	
Quaternaire en Europe occidentale.....	
Pliocène.....	
Quaternaire.....	
Conclusions finales.....	
Remarques finales.....	
Références bibliographiques.....	

LISTE DES FIGURES

Vol. II

Fig. 1: Urodèles, vertèbre dorsale <u>Salamandra salamandra</u> , nomenclature.....	1
Fig. 2: Anoures, éléments crâniens de <u>Pelobates fuscus</u> , <u>Pelobates varaldi</u> et <u>Rana esculenta</u> , nomenclature	2
Fig. 3: Anoures, éléments osseux de <u>Pelobates varaldi</u> , <u>Rana esculenta</u> , <u>Discoglossus pictus</u> et <u>Bufo</u> <u>calamita</u> , nomenclature.....	3

- Fig. 4: Sauriens, elements osseux de Pseudopus apodus,
Lacerta viridis et Lacerta lepida, nomenclature.....5
- Fig. 5: Elaphe longissima, osteologie cranienne,
nomenclature.....5
- Fig. 6: Vipera ammodytes, vertebre dorsale, nomenclature....6
- Fig. 7: Localisation des gisements.....9
- Fig. 8: Mioproteus wezei, vertebre dorsale.....10
- Fig. 9: Salamandra salamandra, prootique-exoccipital et
atlas.....11
- Fig. 10: Salamandra salamandra, vertebres sacree et
postsacree.....12
- Fig. 11: Chelotriton pliocenicus, vertebre dorsale,
holotype.....13
- Fig. 12: Triturus cristatus, vertebre dorsale.....14
- Fig. 13: Triturus marmoratus, vertebre dorsale.....15
- Fig. 14: Triturus cf. T. marmoratus, neurocrâne.....16
- Fig. 15: DiscoGLOSSUS sp., ilion; Latonia sp., vertebre;
Alytes obstetricans, humerus et ilion.....17
- Fig. 16: Pelobates cultripes: frontoparietal, squamosal,
maxillaire, sphenethmoïde, fémur, nasal, scapula,
vertebre dorsale, vertebre sacree, ilion et
humerus.....18
- Fig. 17: Pelobates cultripes: Prootique-exoccipital, quadrato-
jugal et pterygoïde.....19
- Fig. 18: Pelobates fuscus: premaxillaire, maxillaire,
nasal, squamosal, frontoparietal, sphenethmoïde,
prootique-exoccipital, vertebre sacree-urostyle,
ilion.....20
- Fig. 19: Pelobates cf. P. fuscus: squamosal, humerus et

ilium.....	21
Fig. 20: <u>Pelodytes</u> cf. <u>P. punctatus</u> : vertebre presacrée,	
vertebre sacrée, humerus, ilium, coracoïde et	
scapula.....	22
Fig. 21: <u>Bufo bufo</u> : scapula, ilium, urostyle, humerus,	
fémur, tibio-fibula et vertebre sacrée.....	23
Fig. 22: <u>Bufo calamita</u> : vertebre sacrée, humerus, scapula,	
ilium, fémur, frontopariétal, urostyle.....	24
Fig. 23: <u>Bufo viridis</u> : sphénethmoïde et ilium.....	25
Fig. 24: cf. <u>Bufo</u> : vertèbres dorsales et urostyle.....	26
Fig. 25: <u>Hyla</u> sp., vertèbres dorsale et sacrée, ilium.....	27
Fig. 26: <u>Rana temporaria</u> : maxillaire, urostyle, fronto-	
pariétal, scapula, sphénethmoïde, vertebre	
sacrée et coracoïde.....	28
Fig. 27: <u>Rana temporaria</u> : fémur, humerus et ilium.....	29
Fig. 28: <u>Rana</u> sk. <u>R. esculenta</u> : humerus, sphénethmoïde,	
vertebre sacrée et ilium.....	30
Fig. 29: <u>Rana temporaria parvimentata</u> ? : ilium; <u>Rana</u> cf.	
<u>R. dalmatina</u> : humerus et ilium; <u>Rana</u> sp. ilium.....	31
Fig. 30: <u>Blanus cinereus</u> : dentaire, premaxillaire,	
maxillaire et nasal.....	32
Fig. 31: <u>Blanus cinereus</u> : vertèbres.....	33
Fig. 32: cf. <u>Blanus</u> : dentaire; <u>Blanus strauchii</u> (actuel):	
dentaire, maxillaire et axis.....	34
Fig. 33: <u>Agama</u> s.l.: dentaire, maxillaire et vertebre.....	35
Fig. 34: <u>Tarentola mauritanica</u> et <u>Hemidactylus turcicus</u> :	
dentaires.....	36
Fig. 35: Gekkonide indet. A: frontal et vertèbres.....	37
Fig. 36: Gekkonide indet. B: dentaire et frontal.....	38

Fig. 37: cf. <u>Manuysa</u> : dentaire, articulaire et vertebre.....	39
Fig. 38: <u>Lacerta lepida</u> : neurocrâne, dentaire, maxillaire et carre.....	40
Fig. 39: <u>Lacerta lepida</u> : vertebre dorsale; cf. <u>Podarcis</u> : parietal; <u>Lacerta</u> cf. <u>L. viridis</u> : carre.....	41
Fig. 40: <u>Lacerta</u> aff. <u>L. lepida</u> : maxillaire, frontal, jugal, carre, postorbitaire et vertebre.....	42
Fig. 41: Lacertides, dentaires.....	43
Fig. 42: <u>Anguis fragilis</u> : dentaire et vertebre dorsale.....	44
Fig. 43: <u>Pseudopus</u> cf. <u>P. pannonicus</u> : neurocrâne.....	45
Fig. 44: <u>Pseudopus</u> cf. <u>P. pannonicus</u> : neurocrâne.....	46
Fig. 45: <u>Pseudopus</u> cf. <u>P. pannonicus</u> : maxillaire, dentaire, pterygide et frontal.....	47
Fig. 46: <u>Pseudopus</u> cf. <u>P. pannonicus</u> : vertebres.....	48
Fig. 47: <u>Pseudopus</u> cf. <u>P. pannonicus</u> : parietal.....	49
Fig. 48: <u>Pseudopus</u> cf. <u>P. pannonicus</u> : carre et post- frontal.....	50
Fig. 49: <u>Pseudopus</u> cf. <u>P. pannonicus</u> : palatin et vertebres..	51
Fig. 50: cf. <u>Pseudopus</u> et cf. " <u>Ophisaurus</u> ", vertebres dorsales.....	52
Fig. 51: aff. " <u>Ophisaurus</u> ": dentaire.....	53
Fig. 52: cf. <u>Varanus</u> , vertebres.....	54
Fig. 53: cf. <u>Varanus</u> , dentaire.....	55
Fig. 54: Scolécophidien indet. vertebre dorsale.....	56
Fig. 55: <u>Michauxophis occitanus</u> , holotype.....	57
Fig. 56: <u>Eryx</u> sp. et cf. <u>Gongylophis</u> ; vertebres.....	58
Fig. 57: <u>Eryx</u> sp.: vertebre caudale.....	59
Fig. 58: cf. <u>Eryx</u> : vertebre caudale.....	60
Fig. 59: Colubroidea indet.: vertebre dorsale.....	61

Fig. 60: <u>Coluber viridiflavus</u> : premaxillaire, prootique, exoccipital, frontal, supraoccipital, ectopterygoïde et basioccipital.....	60
Fig. 61: <u>Coluber viridiflavus</u> : parabasisphénoïde, préfrontal, carre et articulaire s.l.....	63
Fig. 62: <u>Coluber viridiflavus</u> : vertebres dorsales.....	64
Fig. 63: <u>Coluber</u> sp.: palatin et maxillaire.....	65
Fig. 64: cf. <u>Macroprotodon</u> : vertebre dorsale.....	66
Fig. 65: <u>Malpolon monspessulanus</u> : parabasisphénoïde et vertebre dorsale.....	67
Fig. 66: <u>Malpolon monspessulanus</u> , vertebre dorsale.....	68
Fig. 67: <u>Malpolon monspessulanus</u> : dentaire et articulaire...	69
Fig. 68: <u>Coronella</u> cf. <u>C. austriaca</u> et <u>Coronella</u> cf. <u>C. girondica</u> : vertebres dorsales.....	70
Fig. 69: <u>Elaphe longissima</u> : parabasisphénoïde et vertebre...	71
Fig. 70: <u>Elaphe</u> aff. <u>E. longissima</u> : parabasisphénoïde, carre et vertebre dorsale.....	72
Fig. 71: <u>Elaphe</u> cf. <u>E. scalaris</u> : vertebre dorsale.....	73
Fig. 72: <u>Natrix maura</u> : neurocrâne.....	74
Fig. 73: <u>Natrix</u> cf. <u>N. maura</u> : frontal et palatin.....	75
Fig. 74: <u>Natrix</u> cf. <u>N. natrix</u> : premaxillaire et vertebre dorsale.....	76
Fig. 75: Colubride indét., dentaire.....	77
Fig. 76: <u>Naja</u> sp.: palatin, basioccipital, pterygoïde et crochet venimeux.....	78
Fig. 77: <u>Naja</u> sp.: vertebres.....	79
Fig. 78: <u>Naja</u> sp., vertebre dorsale.....	80
Fig. 79: <u>Naja</u> sp., vertebre dorsale.....	81
Fig. 80: <u>Naja</u> sp., vertebre dorsale.....	82

Fig. 81: <u>Naja</u> sp., vertebre dorsale.....	83
Fig. 82: Elapide indet., vertebre dorsale.....	84
Fig. 83: <u>Vipera</u> cf. <u>V. ursinii</u> : maxillaire et vertebre.....	85
Fig. 84: <u>Vipera</u> sp., vertebre dorsale.....	86
Fig. 85: <u>Vipera</u> sp., vertebre dorsale.....	87
Fig. 86: <u>Vipera</u> sp., vertebre dorsale.....	88
Fig. 87: <u>Vipera</u> sp., vertebre dorsale.....	89
Fig. 88: Serpents indet., dentaires.....	90
Fig. 89: Serpent indet., articulaire s.1.....	91